УДК 561.47.763.13 (477.46)

М. П. Долуденко, Е. И. Костина, И. А. Шилкина

НОВЫЙ РОД ХВОЙНОГО *KANEVIA* (*Taxodiaceae*) ИЗ ПОЗДНЕГО АЛЬБА УКРАИНЫ

M. P. DOLUDENKO, E. I. KOSTINA, I. A. SHILKINA.
A NEW GENUS *KANEVIA* (*TAXODIACEAE*), LATE ALBIAN CONIFER FROM THE UKRAINE

Выделен новый род хвойного *Kanevia* с двумя видами — *K. pimenoviae* comb. nov. и *K. teslenkoi* sp. nov.; описаны анатомическое строение окремненных побегов и листьев обоих видов и строение женской шишки *K. pimenoviae*, находящейся в органической связи с побегом. По строению женской шишки, древесины и эпидермальному строению листьев род *Kanevia* отнесен к сем. *Taxodiaceae*.

Побеги, морфологически сходные с *Kanevia*, широко распространены в меловых отложениях Евразии и относятся разными авторами к родам *Araucarites* Presl, *Cryptomeria* Don., *Sequoia* Endl., *Elatides* Heer, *Geinitzia* Endl. и др. Строение женской шишки *Kanevia* отличается от шишек современных родов *Araucaria*, *Cryptomeria*, *Sequoia* и ископаемого рода *Elatides*. Сравнение с ископаемым родом *Geinitzia* затруднено, поскольку типовой материал — 2 небольших стерильных побега, лишенных фитолеймы, *Araucarites reichenbachii* Geinitz и *Sedites*? *rabenhorstii* Geinitz из мела Саксонии — не изучен. Строение женских шишек, связываемых некоторыми авторами без веских доказательств с родом *Geinitzia*, тоже не изучено.

Наибольшее сходство обнаруживает род *Kanevia*, особенно вид *K. pimenoviae*, с *Elatides bommeri* Harris, однако строение женской шишки последнего совершенно отлично от шишек *Elatides* из юры Сибири, поэтому данное растение не следует относить к роду *Elatides*. Не исключено, что *K. pimenoviae* и *E. bommeri* могут относиться к одному роду.

Позднеальбская флора окр. г. Канева представлена в основном хвойными, доминируют в ней представители двух семейств — хейролепидиевых и таксодиевых. Морфологическое и анатомическое строение побегов и листьев *Frenelopsis kaneviensis* Barale et Doludenko (сем. *Cheirolepidiaceae*) подробно описано (Barale, Doludenko, 1985; Шилкина, Долуденко, 1985; Doludenko, Pons, 1986). Многочисленные побеги семейства таксодиевых также были описаны нами как *Cryptomeria pimenoviae* Doludenko et Shilkina (Шилкина, Долуденко, 1985).

После публикации статьи нами было собрано большое число новых образцов из указанных отложений и в том числе женская шишка на побеге *C. pimenoviae*, которая по своему строению отличается от женской шишки *C. japonica* D. Don. Более детальное изучение эпидермального строения листьев современной *Cryptomeria* на сканирующем микроскопе также показало отличие в строении эпидермы *C. japonica* и ископаемых листьев, описанных нами ранее как *C. pimenoviae*.

Предлагаемая статья посвящена описанию нового рода *Kanevia*, в состав которого входят 2 вида: один, описанный ранее как *Cryptomeria pimenoviae*, и второй — новый вид *Kanevia teslenkoi*.

Род Kanevia Doludenko, Kostina et Shilkina gen. nov.

Тип рода: *K. pimenoviae* (Doludenko et Shilkina): Doludenko et Shilkina; Шилкина, Долуденко, 1985, с. 1025, рис. 4; табл. III, *1—9*; IV, *1—11*.

Диагноз. Побеги с цилиндрическим стеблем и спирально расположенными листьями. В основании листья, расширяясь, образуют подушкообразные утолщения ромбической формы. Основания листьев плотно прилегают друг к другу, полностью покрывая стебель. Листья шиловидные с четко выраженным килем на абаксиальной стороне, иногда на обеих сторонах листа, загнутые кверху, суживающиеся к острой верхушке, в поперечном сечении ромбовидные, овально-ромбовидные или почти треугольные у основания.

Клетки эпидермы с сильно утолщенной наружной стенкой. Под эпидермой находится 3—4 слоя гиподермы, которая отсутствует только под устьичными полосами. Мезофилл состоит из недифференцированных тонкостенных округлых паренхимных клеток. Имеются отдельные группы склеренхимы по 2—3 клетки. В центре проходит крупный проводящий пучок без обкладки, состоящий из ксилемы и флоэмы. Под проводящим пучком расположен крупный смоляной ход, а по бокам или сверху имеется трансфузионная ткань. Кроме центрального смоляного хода, могут быть более мелкие боковые, которые располагаются либо симметрично относительно центрального хода, либо по периметру поверхности листа.

Древесина ветки с плохо выраженными слоями прироста. Ранняя древесина занимает бóльшую часть годичного слоя, поздняя представлена 3—4 слоями слегка сплюснутых в тангентальном направлении клеток. Трахеиды тонкостенные, прямоугольные или округлые в очертании. Поровость трахеид радиальная однорядная, поры сближенные или лежат свободно, округло-прямоугольные или круглые соответственно. Отверстия пор всегда включенные, округлые, крассулы всегда отсутствуют. Торус имеется (*K. pimenoviae*). Древесинная паренхима скудная, тонкостенная гладкостенная, без содержимого. Лучи только однорядные, гомогенные, обычно по 1—3, редко по 7 слоев в высоту. Поры на полях перекреста глиптостробоидные, крупные, овально-округлые, по 1—2 поры на поле, причем 2 поры в вертикальном ряду. Все стенки лучевых клеток гладкие, тонкие.

Кора первичная и вторичная, в ней крупные смоляные ходы и склеренхимные волокна.

Флоэма первичная и вторичная, состоит из ситовидных элементов, флоэмной паренхимы и волокон склеренхимы, образующих кольцо из толстостенных клеток с небольшой полостью. Есть дилатирующие лучи.

Сердцевина крупная, гетерогенная, состоит из паренхимных и склеренхимных клеток.

Женская шишка расположена на верхушке побега, толщина оси около 3 мм. Шишка овальная, длиной 35—40 мм, в диаметре около 30 мм. Чешуи толстые и плотные, отходят от оси под прямым углом. В проксимальной части чешуя узкая в виде ножки длиной около 5 мм, которая составляет $^1/_3$ всей длины чешуи, и толщиной около 1.5—2 мм. В средней части чешуя расширяется и несколько утолщается. Наибольшая ширина ее 8 мм, толщина около 4 мм. Затем чешуя резко суживается, образуя острый несколько уплощенный шип или «клювик» длиной 3—4 мм, шириной у основания 1—1.5 мм, у верхушки — 0.5—1 мм. «Клювик» в основании резко загнут к верхушке шишки.

Обоснование выделения рода. По морфологии побеги и листья нового

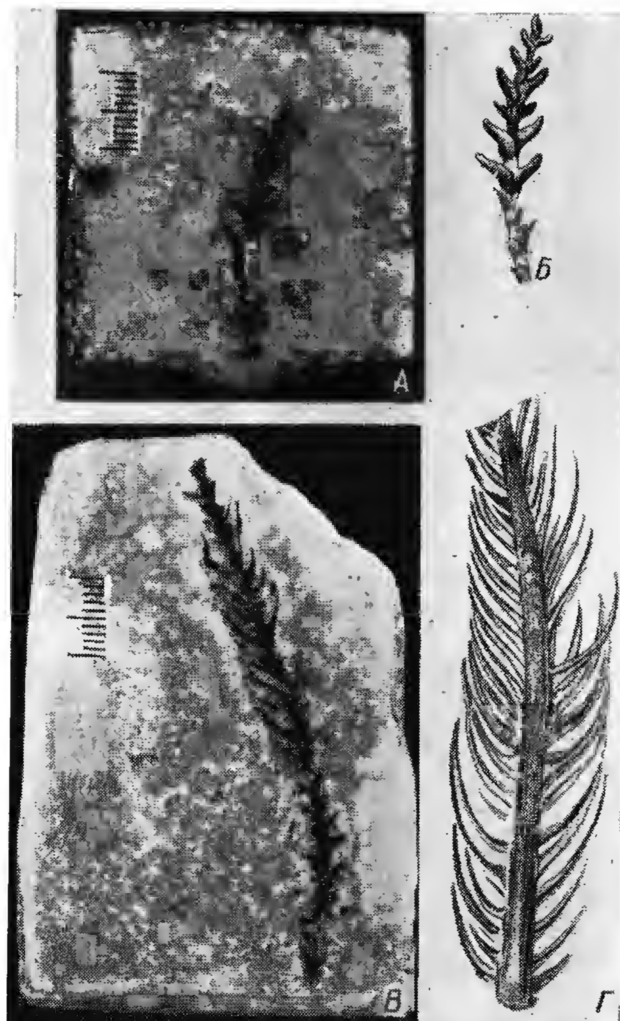


Рис. 1. Типовой материал из коллекции H. B. Geinitz в Государственном музее минералогии и геологии в Дрездене (фотографии сделаны H. Walther).

А — *Sedites? rabenhorstii*, голотип; *Б* — то же, рисунок из работы H. B. Geinitz, (1842; 98, табл. 24, *5*); *В* — *Araucarites reichenbachii*, голотип; *Г* — то же, рисунок из работы Geinitz (1842 : 98, табл. 24, *4*).

рода очень сходны, особенно *Kanevia pimenoviae*, с современной *Araucaria excelsa* (Lamb.) R. Br., а также с *Cryptomeria japonica*.

Ископаемые побеги подобного облика были описаны как *Araucarites reichenbachii* Geinitz и *Sedites*? *rabenhorstii* Geinitz (Geinitz, 1842), *Cryptomeria primaeva* Corda (Corda in Reuss, 1846), *Geinitzia cretacea* Endlicher (Endlicher, 1847; Unger, 1852; Velenovský, 1885; Němejc, Kvaček, 1975, и др.), *Sequoia reichenbachii* (Geinitz) Heer (Heer, 1868, 1869, 1874; Velenovský, 1885; Пименова, 1939, и др.), *Geinitzia reichenbachii* (Geinitz) Seward (Seward, 1919), *Elatides bommeri* Harris (Harris, 1953), т. е. были отнесены главным образом к родам *Araucarites*, *Cryptomeria*, *Sequoia*, *Geinitzia* и *Elatides*.

От современных родов *Araucaria*, *Cryptomeria*, *Sequoia* род *Kanevia* отличается строением женской шишки и эпидермальным строением листьев, от родов *Araucaria* и *Sequoia* — также и строением древесины.

У типового материала рода *Geinitzia* из мела Саксонии (*Araucarites reichenbachii* и *Sedites? rabenhorstii*; Geinitz, 1842; 97, 98, табл. 24, *4—5*) эпидермальное строение листьев неизвестно, шишки на побегах также отсутствуют. Известны шишки у двух видов, относимых к роду *Geinitzia*, — *G. cretacea* из мела Австрии (Unger, 1852, табл. XI, *6*) и *G. reichenbachii* (Seward, 1919 : 358, рис. 770)= =*Sequoia reichenbachii* (Heer, 1868, 1869) из раннего мела Чехословакии. Строение этих двух шишек разное, первой — отличное от нашей, второй — более сходное. Однако детально шишки не изучены, строение эпидермы листьев побегов, на которых сидят шишки, тоже пока неизвестно. Поэтому мы согласны с мнением F. Němejc и Z. Kvaček (1975 : 29), которые считают, что к роду *Geinitzia* пока лучше относить стерильные побеги типа *Araucaria* (*Eutacta*) неизвестного систематического положения.

Кстати, следует отметить, что рисунки *Araucarites reichenbachii* и *Sedites? rabenhorstii* в работе H. B. Geinitz (1842, табл. 24, *4*, *5*) выполнены неточно, в чем можно легко убедиться при просмотре рис. 1 в данной статье. Фотографии оригиналов к этой работе были сделаны по нашей просьбе доктором H. Walther. Образцы хранятся в Государственном музее минералогии и геологии в Дрездене, рядом с фотографиями приведены рисунки этих образцов в работе Geinitz.

Что касается сходства побегов рода *Kanevia*, особенно *K. pimenoviae*, с *Elatides bommeri* из вельда Бельгии (Harris, 1953), то как наш, так и бельгийский материал не следует, по-видимому, относить к роду *Elatides* ввиду значительной разницы в строении их женских шишек с шишками *Elatides* из Иркутского бассейна (Долуденко, Костина, 1987).

Большое сходство в строении побегов женских шишек *K. pimenoviae* и *E. bommeri* позволяет предположить, что они относятся к одному роду. Возможно, это касается и некоторых других представителей рода «*Elatides*» (Harris, 1979). Однако решить этот вопрос можно лишь при детальном изучении и сравнении ископаемого материала.

По строению женской шишки, древесины и эпидермы листьев род *Kanevia* близок к представителям сем. *Taxodiaceae*, к которому мы его и относим.

Kanevia pimenoviae (Doludenko et Shilkina) Doludenko, Kostina et Shilkina

(рис. 2, 3; табл. I, *1—7*)

Cryptomeria pimenoviae (Doludenko et Shilkina) Doludenko et Shilkina comb nov., 1985. Бот. журн. 70 : 1025, рис. 4; табл. III, *1—9*; IV, *1—11*. *Sequoia fastigiata* auct. non (Sternberg) Heer: Пименова, 1939. Ценоманская флора окр. г. Канева, с. 235, табл. 3, *1—6*. *Sequoia concinna* auct. non Heer: там же; с. 235, табл. 3, *7—12*. *Sequoia reichenbachii* auct. non. (Geinitz) Heer: там же, с. 236, табл. 4, *1—9*.

Описание материала. Морфологическое описание побегов и листьев этого вида, а также их эпидермального и анатомического строения дано в статье И. А. Шилкиной и М. П. Долуденко (1985). Здесь мы приводим реконструкцию облиственного побега, рисунки листьев *K. pimenoviae* и их поперечных срезов на разных уровнях, необходимые для сравнения двух видов рода *Kanevia* (рис. 2).

В коллекции имеется образец женской шишки, сидящей на верхушке побега *K. pimenoviae* (рис. 3; табл. I, *3—5*). Ось шишки является продолжением оси побега, толщина ее около 3 мм. Шишка овальной формы, длиной 35—40 мм, в диаметре около 30 мм. Чешуи толстые и плотные, отходят от оси почти под прямым углом. В проксимальной части чешуя узкая в виде ножки длиной около 5 мм, которая составляет $^1/_3$ всей длины чешуи, и толщиной около 1.5—2 мм. В средней части чешуя расширяется и несколько утолщается. Наибольшая ширина ее 8 мм, толщина около 4 мм. Затем чешуя резко суживается, образуя

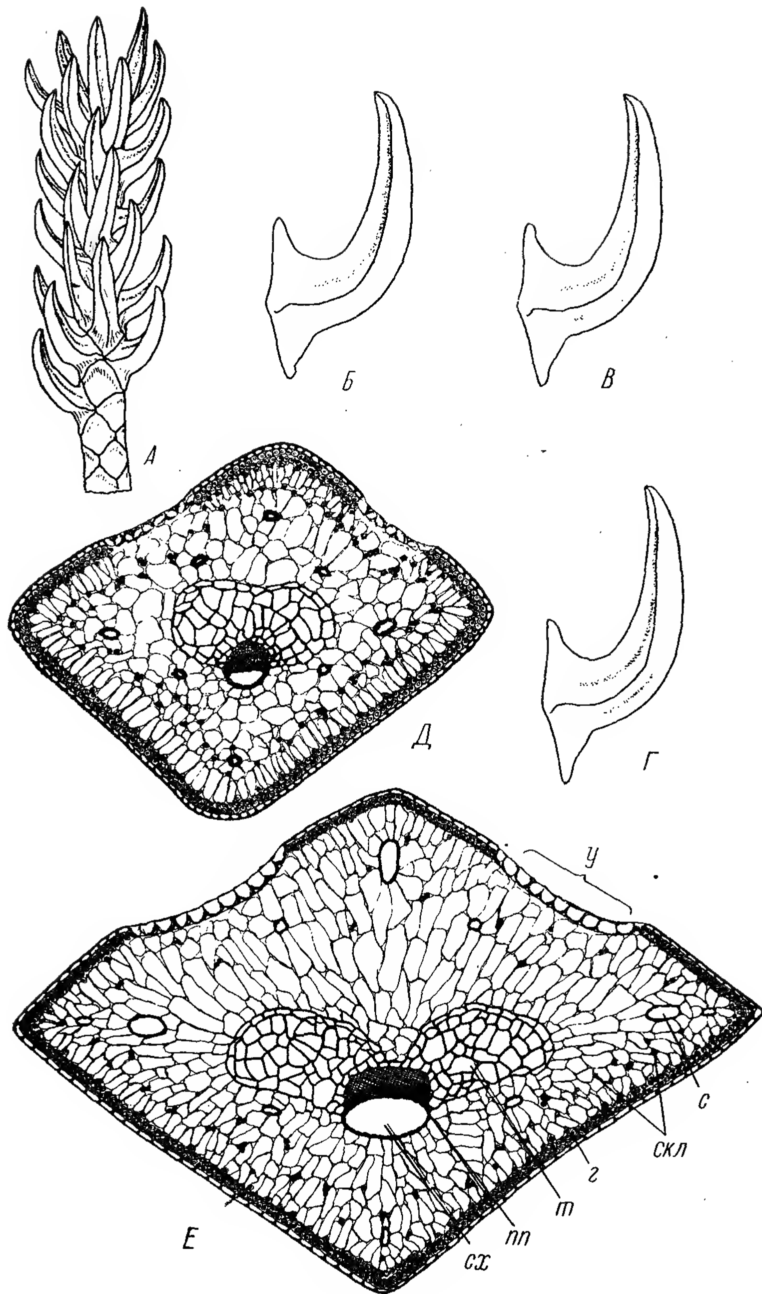


Рис. 2. *Kanevia pimenoviae.*

А — общий вид, фрагмент побега (по обр. 4729/393), нат. вел.; *Б—Г* — схемы расположения устьиц на листьях; *Д* — схема поперечного среза верхушки листа, экз. 4729/363, ×65; *Е* — схема поперечного среза у основания листа, экз. 4729/363, ×65. Украинская ССР, окр. г. Канева, поздний альб. *г* — гиподерма, *т* — трансфузионная ткань, *у* — устьичная полоса, *пп* — проводящий пучок, *сх* — смоляной ход, *скл* — склеренхима, *с* — дополнительный смоляной ход (слизевой канал?).



Рис. 3. *Kanevia pimenoviae*.

Фрагмент женской шишки на облиственном побеге, экз. 4729/250, ×2.5 Украинская ССР, окр. г. Канева, поздний альб.

острый, несколько уплощенный шип или «клювик». Длина его 3—4 мм, ширина у основания 1—1.5 мм, толщина у верхушки 0.5—1 мм. «Клювик» в основании резко загнут к верхушке шишки. Семена в шишке не обнаружены.

Голотип. Экз. 4729/1-20 ГИН АН СССР (Шилкина, Долуденко, 1985, табл. III, *1*, *10*). Украинская ССР, окр. г. Канева, Холодный овраг, поздний альб.

Сравнение. На табл. I, *1*, *2* помещены фотографии побегов этого вида. Сохранность их разная. Один из них (*2*), как и большинство имеющихся в коллекции экземпляров (Шилкина, Долуденко, 1985, табл. III, *1*—*6*), представляет собой псевдоморфозу опала по облиственному побегу, т. е. окремненный побег, сохранивший свою прижизненную форму и клеточное строение, расколотый продольно. Он напоминает рисунок *Araucarites reichenbachii* (Geinitz, 1842, табл. 24, *4*), повторенный A. C. Seward под названием *Geinitzia reichenbachii* (Seward, 1919: 358, рис. 769), но не фотографию, сделанную с этого образца и помещенную нами на рис. 1. Два других побега (табл. I, *1*) представляют собой пустоты, образовавшиеся после разрушения самого побега. Эта фотография напоминает рисунки побегов, называемых O. Heer *Sequoia reichenbachii* (см., например: Heer, 1868, табл. 43, *1d*, *2b*, *5a*), а также рисунки *Cryptomeria primaeva* (Corda in Reuss, 1846, табл. 48, *1*—*5*, *7*). Некоторые побеги *K. pimenoviae* очень похожи на образец *Sedites*? *rabenhorstii* (Geinitz, 1842, табл. 24, *5*). Следует отметить, однако, что сравнение с ними затруднено, поскольку ни у одного из указанных образцов не изучено ни эпидермальное строение листьев, ни строение древесины. Как уже отмечалось выше, известны шишки на побегах типа *Araucarites* (*Geinitzia*, *Sequoia*) *reichenbachii*. Однако ни одна из них детально не изучена, что также затрудняет сравнение с ними.

Сравнение *K. pimenoviae* с новым видом *K. teslenkoi* и с наиболее сходными побегами и женскими шишками, описанными T. M. Harris (1953) из вельда Бельгии под названием *Elatides bommeri*, приведено после описания *K. teslenkoi*.

Материал. Более 150 экземпляров облиственных побегов и 1 женская шишка на верхушке побега.

Местонахождение. Украинская ССР, окр. г. Канева, овраги Марьин, Холодный, Малый Пекарский, Княжий, Меланчин поток. Поздний альб.

Kanevia teslenkoi Doludenko, Kostina et Shilkina sp. nov.

(рис. 4; табл. I, *8*, *9*; II—IV)

Описание материала. Побеги с цилиндрическим стеблем и спирально расположенными листьями. Длина фрагмента побега 85 мм, толщина стебля 7 мм. Удлиненные листья слегка изогнуты. От оси они отходят под углом 30° или немного больше. Максимальная длина сохранившихся фрагментов листьев

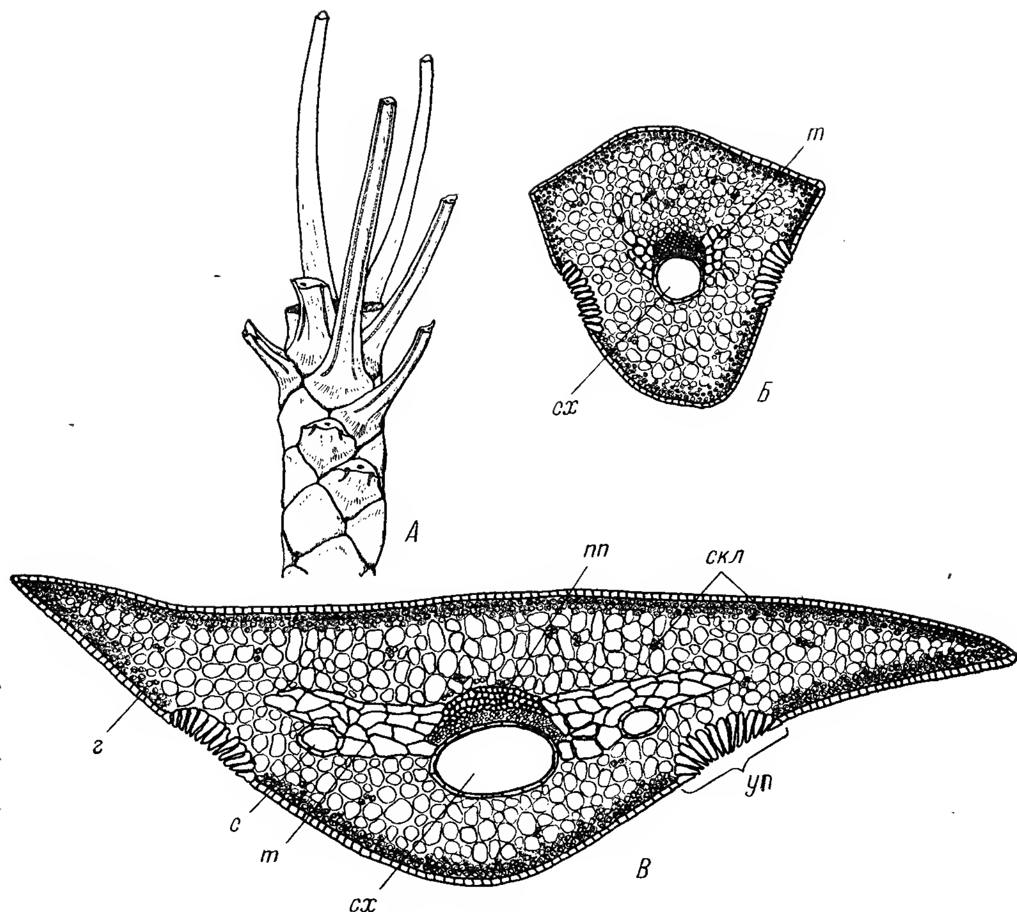


Рис. 4. *Kanevia teslenkoi.*

А — общий вид, фрагмент побега (реконструкция по обр. 4729/400), ×2; *Б* — схема поперечного среза верхушки листа, ×30; *В* — то же у основания листа, ×30. Украинская ССР, окр. г. Канева, поздний альб. *уп* — устьичная полоса. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

достигает 30 мм. В основании листья, расширяясь, образуют подушкообразное утолщение ромбической формы, причем относительно этого утолщенного основания остальная часть листа расположена несимметрично из-за того, что абаксиальная сторона листа низбегает к оси. Основания листьев плотно прилегают друг к другу, полностью покрывая стебель (рис. 4).

В проксимальной части листа его поперечное сечение имеет форму тупоугольного треугольника. Тупой угол обращен к абаксиальной стороне листа. Ширина листа достигает 4—5 мм. В дистальной части листа форма поперечного сечения становится округло-ромбовидной, так как на адаксиальной стороне листа появляется небольшой киль. Ширина листа уменьшается до 1.5—2 мм.

Устьица расположены только на абаксиальной стороне листа. Они собраны в 2 плотные полосы, идущие по всей длине листа. В среднем на ширину полосы приходится 5—6 устьиц. Расположены они очень компактно, побочные клетки соседних устьиц большей частью соприкасаются. Ориентированы устьица в основном поперек и косо.

А н а т о м и я листа. Исследованы поперечные срезы в разных частях листа. Лист покрыт толстой эпидермой, клетки которой на поперечном сечении имеют прямоугольную форму. Наружная стенка клеток сильно утолщена. Под эпи-

дермой отчетливо видны 3—4 слоя гиподермы, состоящей из склеренхимных волокон, округлых в сечении, с толстой многослойной стенкой и маленькой полостью. Гиподерма отсутствует под устьичными полосами. В центре расположен крупный смоляной ход, выстланный эпителием и обычно заполненный содержимым темно-коричневого цвета. Над ним проходит 1 проводящий пучок с обратным расположением: смоляной ход лежит под проводящей тканью, как это наблюдается и у ранее описанного вида *K. pimenoviae* (Шилкина, Долуденко, 1985), и у листа *Elatides bommeri* (Harris, 1953). Проводящий пучок состоит из ксилемы (первичной) и флоэмы. Первичная ксилема представлена тесно расположенными трахеидами, округло-четырехугольной формы (в сечении), с незначительно утолщенными стенками. На продольных срезах, в месте выхода листа из стебля, видно, что ксилема листа состоит из кольчатых и спиральных трахеид. Флоэма не сохранилась, на ее месте видна продолговатая полость. Обкладка у проводящего пучка отсутствует.

По бокам пучка расположены 2 зоны трансфузионной ткани, которая состоит из крупных клеток, расположенных без межклетников. Поры на стенках клеток этой ткани наблюдать не удалось.

Основная масса листа (мезофилл) состоит из недифференцированных округлых паренхимных клеток с тонкими стенками. Среди них расположены отдельные группы склеренхимных клеток (по 2—3), подобных по форме склеренхиме гиподермы.

На разрезах, сделанных в проксимальной части листа, под трансфузионной тканью имеются еще 2 смоляных хода (слизевых канала?), расположенных симметрично относительно центрального, более крупного смоляного хода. На срезах в верхней части листа эти дополнительные смоляные ходы (слизевые каналы?) отсутствуют.

А н а т о м и я стебля. Для анатомического исследования на световом микроскопе из нижней части веточки были изготовлены прозрачные шлифы в поперечном, радиальном и тангентальном направлениях. Кроме того, детали строения древесины были изучены на СЭМ JSM-35 на сколах древесины без предварительной обработки ее.

Древесина, как показали срезы, очень хорошей сохранности. На поперечном срезе представлен полный разрез ветки, где можно различить кору, флоэму, ксилему (первичную и вторичную) и сердцевину (табл. I, *8*; IV, *1*). Возраст древесины 4 года, но границы слоев прироста различимы только под микроскопом. Следует заметить, что утолщение стебля неравномерное, т. е. в одной части ветки слои более широкие, чем в противоположной. Эта особенность наблюдается обычно у боковых веток.

Ниже дается описание анатомического строения стволика от периферии к центру. Кора представлена в основном паренхимными тонкостенными клетками, иногда смятыми, почти изодиаметрическими. По-видимому, это первичная кора. Элементы вторичной коры в виде нескольких слоев клеток таблитчатой формы сохранились лишь в нескольких местах.

В первичной коре среди паренхимы разбросаны одиночные клетки склеренхимы — толстостенные, с маленькой полостью. Кроме того, в коре расположены многочисленные смоляные ходы округло-овальной формы, крупные и мелкие (табл. IV, *1*). Полость их выстлана 2—3 слоями продолговатых узких клеток эпителия, аналогичного эпителию смоляного хода листа. Полости каналов либо пустые, либо заполнены содержимым, которое имеет клеткоподобную структуру. Содержимое окрашено в светло- и темно-коричневые тона. На продольных срезах смоляные ходы вертикально-вытянутые. Эти смоляные каналы связаны со смоляными ходами листьев.

К коре примыкает флоэма, относительно узкая, но с четкими границами клеток на поперечном срезе (табл. IV, *1*). Она состоит из ситовидных элементов, тонкостенных, тангентально-вытянутых, флоэмной паренхимы и волокон

склеренхимы. Волокна расположены в конце слоя прироста; на поперечном срезе они образуют сплошное кольцо из тесно сомкнутых прямоугольных, вытянутых по радиусу толстостенных клеток с небольшой полостью округлой формы. В флоэме наблюдаются дилатирующие лучи.

Водопроводящая ткань представлена первичной и вторичной ксилемой. Первичная ксилема эндархная, вдается в сердцевину в виде языков (табл. I, *8*). Она включает прото- и метаксилему, элементы которой в основном хорошей сохранности (табл. IV, *4*). Протоксилема состоит из спиральных и кольчатых трахеид, а метаксилема — из точечных трахеид. Поры в метаксилеме лежат в одном ряду, округлые, окаймленные, с включенным отверстием.

Во вторичной древесине слои прироста, как указано выше, имеются, но неотчетливые, и границы их различимы лишь при увеличении. Граница слоев представлена 3—4 слоями слегка сплюснутых в радиальном направлении клеток, с незначительно утолщенными стенками. Трахеиды ранней древесины в поперечном сечении прямоугольные, иногда округлые, более или менее тонкостенные. Окончания трахеид заостренные или тупые (табл. IV, *6*, *8*). Поровость трахеид однорядная на радиальных и тангентальных стенках. Поры лежат свободно или сближены, а иногда и сомкнуты, как это видно на одном из срезов в начале первого слоя. Большая часть пор приурочена к концам трахеид, а в средней части они одиночные, редко расположенные. Сближенные поры округло-прямоугольные, а раздельные — круглые. Отверстия пор всегда округлые, включенные (табл. IV, *5—8*). Не все поры хорошо сохранились, иногда наблюдаются сильно разрушенные поры. Крассулы отсутствуют. Не удалось установить, даже при исследовании на СЭМ, есть ли торус у этих пор.

Тангентальная поровость, по-видимому, имеется, так как на одном из снимков СЭМ видны поры на двух взаимно перпендикулярных стенках на конце трахеиды.

Древесинная паренхима скудная, диффузионная, клетки ее лишены содержимого и потому на поперечном срезе неразличимы. На одном участке поперечного среза наблюдается скопление клеток с темным содержимым. Этот участок, как нам кажется, был поврежден при жизни растения. На продольном срезе это содержимое имеет вид округлых дисперсных включений в полости трахеид.

Лучи на поперечном срезе плохо различимы, умеренно многочисленные — 1—3, редко до 7 слоев. Все лучи однорядные, состоят из паренхимных клеток без содержимого. Стенки клеток лучей гладкие, тонкие, без пор (табл. I, *8*).

Поры на полях перекреста глиптостробоидные, почти лишены окаймлений, крупные, округлые или овальные, вытянутые горизонтально, по 1—2 (редко 3) поры на поле перекреста. Если поры 2—3, то лежат всегда в одном вертикальном ряду. Особенно крупные поры в первом годичном слое, на границе с протоксилемой.

Смоляные ходы в древесине всегда отсутствуют.

С е р д ц е в и н а. Относительно крупная и занимает около 1/3 диаметра стволика. По клеточному строению сердцевина резко гетерогенная (табл. I, *8*). Она состоит из паренхимных клеток и склеренхимы, собранной в группы, большая часть которых приурочена к внешней части сердцевины и к листовым следам. Склеренхимные клетки крупные, очень толстостенные, с маленькой полостью. Стенки клеток пронизаны многочисленными порами, иногда ветвящимися. Форма склеренхимных клеток неправильно-многоугольная на поперечном срезе, а на продольном клетки либо такой же формы, либо продолговатые, иногда неправильно-треугольные. Эти клетки обычно образуют продольные тяжи. Паренхимные клетки сердцевины овально-округлые на поперечном срезе и слегка продолговатые на продольном. Стенки клеток слабо утолщены, полости крупные, пустые или заполнены зернистым (или в виде мелких пузырьков) содержимым черного цвета. Иногда эти зерна приурочены к стенкам клеток (табл. I, *8*).

Т и п: Обр. 4729/400, ГИН АН СССР, Украинская ССР, окр. г. Канева, поздний альб.

Кроме обр. 4729/400, изучены еще 2 фрагмента побегов *K. teslenkoi* (обр. 4729/340, 4729/129) и 1 отпечаток побега из коллекции Н. В. Пименовой (1939 : 234, табл. II, *1*, обр. 1090/4), отнесенный ею к роду *Cunninghamites*, — *C. elegans* (Corda) Endl. Все они очень схожи между собой. Небольшие различия наблюдаются в толщине стебля, длине листьев (около 30 мм). Угол между осью стебля и листьями несколько больше, чем у обр. 400. Во всем остальном и морфология, и анатомия у них одинаковые (табл. II).

С р а в н е н и е морфологии побегов *K. teslenkoi* и *K. pimenoviae*. Оба вида представляют собой побеги с цилиндрическим стержнем и спирально расположенными листьями. В нижней части листья сильно расширяются, образуя подушкообразные основания, которые, плотно прилегая друг к другу, полностью покрывают стебель. Однако между ними существуют и некоторые отличия.

Если у *K. teslenkoi* длина листьев не менее 30 мм, то у *K. pimenoviae* она не превышает 10—12 мм. В отличие от *K. teslenkoi* у *K. pimenoviae* листья изогнуты сильнее. От стебля лист отходит почти перпендикулярно, но на расстоянии примерно в 1/3 длины резко изгибается вверх, так что остальная часть листа расположена к оси под углом 10—20°.

С р а в н е н и е анатомии листа *K. teslenkoi* с анатомией листьев *Elatides bommeri* и *K. pimenoviae*. Следует заметить, что листья *E. bommeri*, как отмечает Harris (1953), подверглись гниению и поэтому сохранность их посредственная. Кроме того, он не указывает, через какую часть листа прошел срез.

Прежде всего необходимо отметить сходство, которое заключается в том, что все упомянутые выше виды имеют обратный проводящий пучок — смоляной ход расположен под флоэмой. Однако у обоих видов *Kanevia* пучок сплошной, тогда как у *E. bommeri* пучок как бы расколот посредине, хотя и не разделен полностью на 2 пучка, как это наблюдается, например, у *Cunninghamia*. Далее, у *E. bommeri*, по-видимому, отсутствуют склеренхимные группы в мезофилле (во всяком случае, о них ничего не говорится), а гиподерма представлена всего лишь одним слоем.

У исследованных нами листьев *K. teslenkoi* четко выражены 3—4 слоя гиподермы и склеренхимные группы в мезофилле, а у *K. pimenoviae* они менее четко выражены, но также наблюдаются многослойная гиподерма и отдельные островки склеренхимы в мезофилле.

Различия между этими видами состоят в следующем.

В типе расположения устьиц: у *K. teslenkoi* устьица собраны в 2 полосы на абаксиальной стороне листа; у *K. pimenoviae* устьичные полосы расположены на адаксиальной стороне листа (2 полосы по всей длине листа), а иногда на абаксиальной стороне ближе к основанию листа располагаются 2 короткие полосы (не более 1/3 длины листа) или небольшие группы устьиц.

В форме листовой пластинки: в поперечном разрезе у *K. teslenkoi* в проксимальной части получается тупоугольный треугольник, а в дистальной части сечение округло-ромбовидной формы; у *K. pimenoviae* поперечный разрез листа имеет ромбическую форму.

В количестве и расположении дополнительных смоляных ходов (слизевых каналов?): у *K. teslenkoi* их 2, они симметрично расположены относительно центрального смоляного хода; у *K. pimenoviae* их несколько, расположенных по периметру листа в его паренхиме.

В количестве и размере клеток трансфузионной ткани: в целом у *K. pimenoviae* трансфузионная ткань состоит из большего числа (и более крупных) клеток с четко выраженными порами, тогда как у *K. teslenkoi* эта ткань меньшего объема (состоит из более мелких клеток) и поры на них не видны, но это результат фоссилизации (скорее всего, они не сохранились).

Кроме того, у *K. teslenkoi* трансфузионная ткань расположена двумя группами клеток по обе стороны от проводящего пучка, тогда как у *K. pimenoviae* она расположена и с боков, и над пучком, причем если на срезах у основания листа трансфузионная ткань все-таки разделена на 2 части, то в срезах верхних частей листа трансфузионная ткань объединяется в 1 большую группу клеток.

Сравнение строения древесины. Древесина *K. teslenkoi* и древесина *K. pimenoviae*, описанная ранее, практически не имеют различий, во всяком случае, по всем диагностическим признакам. Однако древесина *K. teslenkoi* сохранилась лучше, поэтому описание ее более детализировано. Этот тип древесины, как было указано и при описании *K. pimenoviae* (Шилкина, Долуденко, 1985), наиболее близок к строению древесины современного рода *Cryptomeria* в особенности по типу пор на полях перекреста.

Что же касается *Elatides bommeri*, вида, с которым сравнивается наш материал, то в строении древесины его и двух видов, описанных нами, наблюдаются существенные различия.

Прежде всего следует заметить, что строение древесины *E. bommeri* мало подтверждено иллюстративным материалом, приводятся недостаточно четкий снимок тангентального среза древесины и рисунок небольшого участка радиального среза.

Отличительными чертами *E. bommeri*, имеющими диагностическое значение, являются очень узкая гомогенная сердцевина, довольно обильная древесинная паренхима, заполненная содержимым, и поэтому четко выраженная на продольных и поперечном срезах; типично таксодиоидный тип поровости полей перекреста, напоминающий поры *Sequoia* или *Metasequoia*.

У описанных нами видов сердцевина крупная, гетерогенная; паренхима скудная, без содержимого, не различимая на поперечном срезе; поры на полях перекреста глиптостробоидные, крупные, напоминающие таковые рода *Cryptomeria*. Различия эти существенные, и поэтому исследованные нами оба вида рода *Kanevia* и растительные остатки, описанные как *E. bommeri*, по строению древесины, по-видимому, не следует относить к одному виду.

Название вида дано в честь палеоботаника Ю. В. Тесленко, передавшего нам для изучения обр. 4729/400.

Материал. 4 экземпляра облиственных побегов.

Местонахождение. См. голотип.

Коллекция ископаемой флоры из позднего альба окр. г. Канева под номером 4729 хранится в Геологическом институте АН СССР.

Рисунки, фотографии побегов, листьев и шишки выполнены Е. И. Костиной, фотографии на сканирующем микроскопе — Н. В. Ченцовой, Л. А. Карцевой (БИН АН СССР), фотографии древесины на световом микроскопе — Д. В. Громыко (БИН АН СССР), шлифы, срезы побегов, листьев и шишки сделаны А. Ф. Петровым (БИН АН СССР). Всем им авторы выражают свою благодарность.

Авторы признательны В. А. Самылиной, Н. С. Снигиревской, В. А. Красилову, С. В. Мейену, Ю. В. Тесленко и К. А. Печниковой за ценные советы и помощь в работе. Особая благодарность доктору H. Walther, сотруднику Государственного музея минералогии и геологии в Дрездене, за присланные фотографии двух оригиналов к работе H. B. Geinitz и информацию о них.

ЛИТЕРАТУРА

Долуденко М. П., Костина Е. И. О роде *Elatides*. — Палеонтол. журн., 1987, № 1, с. 110—114. — *Пименова Н. В.* Ценоманская флора окрестностей г. Канева. — Геологічний журн., 1939, т. 6, вип. 1—2, с. 229—243. — *Шилкина И. А., Долуденко М. П.* *Frenelopsis* и *Cryptomeria* — доминанты позднеальбской флоры Украины. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 8, с. 1019—1030. — *Andrews H. N.* Index of generic names of fossil plants, 1820—1965. — Bul. U. S. geol. surv., 1970, N 1300. 354 p. — *Barale G., Doludenko M. P.* Une nouvelle espèce

de *Cheirolepidiaceae* de l'Albien supérieur d'URSS: *Frenelopsis kaneviensis* nov. sp. — Actes 110 Congr. nat. soc. savantes (Montpellier), 1985, fasc. 5, p. 99—114. — *Doludenko M. P.*, *Pons D.* Silicification remarquable chez une *Cheirolepidiaceae* d'Ukraine (URSS) a l'Albian superieur. — Actes 111 Congr. nat. soc. savantes (Strasbourg), 1986, p. 23—35. — *Endlicher S.* Synopsis Coniferarum. Scheitlin und Zollikofer. Sangalli. 1847. 368 S. — *Geinitz H. B.* Charakteristik der Schichten und Petrefacten des sächsischböhmischen Kreidegebirges. Dresden; Leipzig: Arnoldischen Buchhandlung, 1842. 116 S. — *Harris T. M.* Conifers of the *Taxodiaceae* from the Wealden Formation of Belgium. — Mem. Inst. r. Sci. Nat. Belg., Bruxelles, 1953, N 126, p. 1—43. — *Harris T. M.* The Yorkshire Jurassic flora. 5. *Coniferales*. London: Brit. Mus. (Nat. History), 1979. 166 p. — *Heer O.* Die in Nordgrönland, auf der Melville — Insel, im Benksland, am Mackenzie, in Island und in Spitzbergen entdeckten fossilen Pflanzen. — In: Flora fossilis Arctica. Zürich, 1868, Bd 1, Hf 1, S. 1—192. — *Heer O.* Beitrage zur Kreideflora. 1. Flora von Moletein in Mahren. Neue Denskschr. Allgem. Schweiz. Ges. Naturw., 1869, Bd 23, Hf 2, S. 1 -24. — *Heer O.* Die Kreide — Flora der arctischen Zone. — In: Flora fossilis Arctica. Stockholm, 1874, Bd 3. Hf 2, S. 1—140. — *Němejc F.*, *Kvaček Z.* Senonian plant microfossils from the region Zliv and Hluboká (near Ceske Budejovice) in South Bohemia. Praha: Universita Karlova, 1975. 182 p. — *Reuss A.* Die Versteinerungen der böhmischen Kreide formation. Stuttgart, 1846. 140 S. — *Seward A. C.* Fossil plants. Vol. 4. Cambridge: Univ. Press, 1919. 543 p. — *Unger F.* Iconographia plantarum fossilium (Abbildungen und Beschreibungen fossiler Pflanzen). — Denkschr. Öster. Akad. Wiss., math.-naturwis., 1852, Kl. 4, S. 73—118. — *Velenovský J.* Die gymnospermen der Böhmischen Kreideformation. Prag, 1885. 34 S.

Геологический институт АН СССР,
Москва,
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 26 VI 1987.

SUMMARY

A new coniferous genus *Kanevia* comprising two species, *K. pimenoviae* and *K. teslenkoi* has been described. Anatomy of silicified shoots and leaves of both species was presented as well as the structure of the *K. pimenoviae* female cone which was continuous with the shoot. The structure of the female cone, wood and leaf epidermis allowed to attribute the *Kanevia* genus to *Taxodiaceae*. The shoots morphologically similar to that of *Kanevia* are widespread in Cretaceous deposits of Eurasia and referred by different authors to *Araucarites Cryptomeria*, *Sequoia*, *Elatides*, *Geinitzia* and other genera. *Kanevia* differs from the recent *Araucaria*, *Cryptomeria*, *Sequoia* and the fossil *Elatides* by the structure of the female cone. Comparison with the fossil *Geinitzia* genus presents difficulties since the type material, two small sterile shoots devoided of phytoleimma, *Araucarites reichenbachii* and *Sedites*? *rabenhorstii* found in Cretaceous Saxony, has not been studied. The structure of female cones associated by some authors with *Geinitzia* but without giving convincing evidence is also unknown. *Kanevia*, especially *K. pimenoviae*, shows the closest affinity with *Elatides bommeri* whose female cones, however, are distinctly different from those of *Elatides* found in Jurassic Siberia. This precludes the attribution of the plant to *Elatides* genus. It remains possible, therefore, that *K. pimenoviae* and *E. bommeri* belonged to one genus.

УДК 581.4 : 582.26

Н. И. Караева, С. К. Джафарова

МОРФОЛОГИЯ НЕКОТОРЫХ ПОЛИГАЛОБНЫХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЕМ СОЛЕНОСТИ

N. I. KARAYEVA, S. K. DZHAFAROVA. MORPHOLOGY OF SOME POLYHALOBIC DIATOMS IN CONNECTION WITH CHANGES IN SALINITY

Приведены новые данные о влиянии солености на морфологию панциря четырех видов диатомовых водорослей, полученные с помощью электронной микроскопии. Отмечено усиление окремнения панцирей под влиянием повышения солености. Показано отсутствие строгой специфичности в действии фактора солености на морфологию и ультраструктуру изученных видов.

Значение солености как фактора, формирующего состав флоры диатомовых водорослей в водоемах, в настоящее время общеизвестно (Hustedt, 1953; Прошкина-Лавренко, 1955, 1963; Simonsen, 1962; Carpelan, 1964; Брааруд, 1965, и др.). Как указывалось в нашей предыдущей публикации (Джафарова, 1986), полевые исследования, проведенные в этом направлении, недостаточно точны, так же как и основанные на них шкалы галобности (Redecke, 1922; Kolbe, 1927; Hustedt, 1953; Прошкина-Лавренко, 1953, и др.).

Более достоверные данные об отношении диатомовых водорослей к солености можно получить только экспериментальным путем. Т. Брааруд (1965) прямо связывает прогресс морской биологии с широким проведением подобных экспериментальных исследований. Однако к настоящему времени эти работы немногочисленны и проведены лишь на ограниченном числе видов (Джафарова, 1986). Ввиду того что большинство авторов вообще не интересовалось морфологическими изменениями, наименее изученным аспектом данной проблемы остается морфология диатомовых в связи с изменением солености. Работа в указанном направлении важна, ибо систематика диатомовых водорослей, как известно, базируется на морфологической концепции вида, где основной критерий — структурные признаки кремнеземных створок. Среди наиболее интересных в этом плане работ (Simonsen, 1962; Schulz, 1971; Schmid, 1976; Geissler, 1982, и др.) прежде всего надо отметить статьи норвежских исследователей, изучивших представителей рода *Skeletonema* Grev (Paasche, 1975; Paasche et al., 1975; Hasle, Evensen, 1975) из Балтийского моря. Из трех исследованных видов морфологические изменения авторы наблюдали только у *S. subsalsum* (A. Cl.) Bethge. Диморфизм панциря, связанный с соленостью, исследовал M. Schulz (1971) на примере *Cyclotella cryptica* Reimann, Lewin et Guillard.

Мы экспериментально изучили реакцию четырех видов диатомовых водорослей на изменение солености среды.

Материал и методика

Объектами наших исследований служили 5 клоновых культур морских диатомовых водорослей, выделенных из планктона Каспийского, Черного и Белого

морей, в точках с соленостью воды 12, 17 и 25 ‰ соответственно. Это каспийские клоны — *Thalassionema nitzschioides* (Grun.) Hust. и *Coscinodiscus granii* Gough, черноморские — *Ditylum brightwellii* (West) Grun. и *Coscinodiscus granii*, а также беломорский — *Grammatophora marina* (Lyngb.) Kütz. var. *marina*.

Клоновые культуры выделила С. К. Джафарова.[1] Культуры выращивали на стерильной питательной среде Гольдберга (в модификации Ю. Г. Кабановой, 1958), приготовленной на морской воде того же водоема, из которого они были выделены. *G. marina* выращивали на среде Аллена—Нельсона (Allen, Nelson, 1910).

Природный материал, привезенный в лабораторию, обычно делили на 2 части. Одну фиксировали и впоследствии обрабатывали для получения данных о морфологии видов в условиях соответствующего водоема. Из второй части материала выделяли культуры. Фиксации первых отвивок клоновых культур служили в качестве контроля для получения данных о морфологии видов в условиях культур. Для сравнительных целей использовали по мере надобности отдельные пробы планктона из Черного и Каспийского морей.

В соответствии с задачами исследования проводили долгосрочные эксперименты, в которых водоросли культивировали в экспериментальных значениях солености до шести месяцев. С целью изучения морфологии панциря обычно через каждые 15 сут из экспериментальных сосудов отбирали материал, который фиксировался 4 %-м формалином, и затем исследовали в световом (СМ) и электронных микроскопах.

Долгосрочные эксперименты проводили в лаборатории при комнатной температуре и естественном освещении. При этом среднемесячные значения температуры колебались весной и осенью от 16 до 22°, зимой — от 13 до 15 °С. Соответственно изменялась интенсивность максимального освещения: от 2500—3000 лк весной и осенью, до 1000—1500 лк зимой.

Экспериментальные среды имели соленость от 4 до 40 ‰ с интервалом в 4 ‰. За контрольную принималась соленость водоема, из которого выделялся соответствующий клон. Для приготовления сред с соленостью ниже контрольной морскую воду разводили дистиллированной. Воду повышенной солености готовили добавлением к контрольной морской воде предварительно заготовленного концентрата, что обеспечивало наименьшее нарушение ионного состава воды. Концентрат морской воды готовили медленным выпариванием при температуре 60—70 °С (Williams, 1964), но в разных случаях предел концентрирования менялся в зависимости от особенностей ионного состава воды, что было особенно важно при работе с каспийской водой. Последнюю можно было концентрировать, не нарушая ее ионного состава, лишь до 35—40 ‰. Все процедуры приготовления морской воды различной солености выполняли согласно методическим рекомендациям А. Ф. Карпевич (1960). После этого в серию вод с различными значениями солености вносили добавки по прописи Гольдберга—Кабановой (pH всех сред — 7—8). Соленость готовых стерильных сред определялась по микрометоду С. В. Бруевича (Карпевич, 1960).

Для изучения морфологии панцирей на электронно-микроскопическом уровне материал предварительно подвергали обработке «холодным способом» с целью удаления органического вещества (Hendey, 1938; Hasle, Fryxell, 1970). Для светооптического исследования материала приготавливали постоянные препараты на среде А. А. Эльяшева (1957). Использовали СМ МББ-1, Amplival (Zeiss—Jena) и электронные: трансмиссионный (ТЭМ) JEM-100B и сканирующий (СЭМ) JSM-35С (японской фирмы JEOL). Подготовку материала осуществляли по методике, изложенной в работах С. И. Генкала, И. М. Балонова (1976) и Н. И. Караевой, А. Я. Шевченко (1974) и др.

---

[1] Черноморские клоны любезно предоставлены Л. А. Ланской (ИНБЮМ АН УССР), за это выражаем ей искреннюю признательность.

Для анализа результатов изменчивости некоторых морфологических признаков панцирей, различимых в СМ, при необходимости применяли статистические методы — дисперсионный анализ, коэффициент корреляции (Рокицкий, 1973; Лакин, 1980). Морфология исследуемых видов в норме и в условиях культуры описана в наших предыдущих публикациях (Джафарова, 1984; Караева, Джафарова, 1985, 1987).

Результаты исследований и их обсуждение

Coscinodiscus granii. Черноморский клон этого вида в эксперименте выносил колебания солености в значительных пределах от 8 до 40 ‰, с оптимумом роста от 20 до 28 ‰. Каспийский клон рос в диапазоне солености от 12 до 40 ‰, с оптимумом при 16—28 ‰.

Понижение солености ниже контроля (12 ‰ — для каспийского клона, 17 ‰ — для черноморского) вызывало сильное ослабление культуры; развившиеся клетки (небольшое число) были очень тонкостенными. В культурах наблюдалось частичное отмирание клеток, прирост их был незначительным, что не дало возможности исследовать этот материал электронно-микроскопически.

Тщательное изучение морфологии панциря с учетом изменений, связанных только с условиями культуры, показало, что повышение солености (вплоть до 40 ‰) вызывало у большинства водорослей следующие изменения. Заметно повышалось общее окремнение створки; это относится и к крибруму, который уже при повышении солености на 8 ‰ отличался хорошо развитыми кремнеземными брусками крибеллума. С дальнейшим повышением солености процесс этот продолжался за пределами оптимальной солености, поэтому в вариантах опыта, где соленость была повышена до 40 ‰, удлинившиеся бруски крибральной поры смыкались в центре ее и очень хорошо сохранялись, несмотря на обработку кислотами (табл. I, *1—3*).

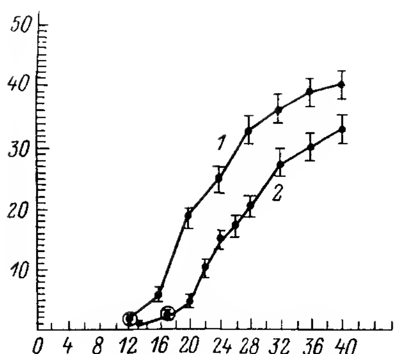
Как отмечалось ранее, условия культуры и контроля приводят к недоразвитию отдельных ареол поясковго ободка (Караева, Джафарова, 1985), с повышением же солености на 8 ‰ многие ареолы суживаются, число неразвитых ареол на широком ободке увеличивается, на их месте образуются площадки сплошного кремнезема. При 40 ‰ такие площадки сливаются в полосу, проходящую по середине широкого ободка вдоль всей его длины (табл. I, *4*).

ТАБЛИЦА 1

Количество створок *Coscinodiscus granii* с различным числом макровыростов при изменении солености среды (срок культивирования — 45 сут)

S, ‰	Каспийский клон			Черноморский клон		
	Число створок					
	с 2 выростами (норма)	с 3 выростами	с 4 выростами	с 2 выростами (норма)	с 3 выростами	с 4 выростами
12 *	492	8	0	—	—	—
13		—	—	498	2	0
16	473	19	8	—		—
17 **	—	—	—	490	6	4
20	409	63	28	478	15	7
24	378	88	34	428	52	20
26			—	416	60	24
28	336	119	45	400	66	34
32	320	126	54	362	86	52
36	308	129	63	351	97	52
40	299	122	79	336	108	56

* Соленость, контрольная для каспийского клона.
** То же, для черноморского клона.



Изменение количества створок *Coscinodiscus grani* с разным числом макровыростов в связи с соленостью среды.

1 — каспийский клон, *2* — черноморский. По оси абсцисс — соленость, ‰; по оси ординат — процент измененных створок от их общего числа.

Нами уже указывалось, что условия культуры вызывали у отдельных особей появление 3-го или 4-го двугубого макровыроста на створках (Караева, Джафарова, 1985), не характерного для вида в норме. С повышением солености на 4 ‰ число особей с такими створками увеличивалось и далее росло по мере повышения солености (табл. 1). Сравнение динамики изменения числа выростов (см. рисунок) с ростом обеих клоновых культур показывает, что, начавшись одновременно с оптимумом роста культур, эти изменения прогрессируют и за пределами оптимума, вплоть до 40 ‰, как у каспийского, так и черноморского клонов. Хотя число нормальных створок с двумя выростами преобладало при любой солености, у черноморского клона процент нормальных клеток был выше (табл. 1, рисунок). Дополнительные макровыросты равны по величине или же один из них был меньше (табл. I, *5*, *6*; II, *1*. *2*).

Хотя число макровыростов у каспийского клона при 16 ‰ увеличивалось лишь у немногочисленных клеток, но уже при этой солености у многих клеток, имевших нормальное число макровыростов, можно было заметить, что соседний с макровыростом мелкий двугубый вырост был заметно крупнее остальных в кольце, хотя форма у него не изменилась. Отметим, что изредка встречалась ситуация, когда дополнительный макровырост возникал не рядом с нормальным, а на расстоянии от него, так что между ними находился один мелкий двугубый вырост. Эти наблюдения позволяют высказать предположение о том, что двугубый макровырост является образованием, сформировавшимся из мелкого двугубого выроста.

Ditylum brightwellii. Черноморский клон этого вида проявил способность к росту в диапазоне концентраций морской воды от 8 до 40 ‰, с оптимумом роста в пределах от 20 до 28 ‰.

Изменение солености в обе стороны от контрольного значения (17 ‰) не вызвало каких-либо заметных нарушений в структуре его панциря, кроме тех, которые уже появились под воздействием условий культуры и усугублялись под влиянием солености среды. При повышении солености на 4 ‰ и более отдельные створки имели удвоившиеся двойные двугубые выросты (табл. II, *3*, *4*); помимо створок, имеющих нормальную структуру, встречались и с асимметрично развитыми ротами (табл. II, *5*), а очень часто и с деформированными щелевидными или ненормально вытянутыми ареолами (табл. II, *6*). Резкого окремнения стенки створки у этого вида мы не наблюдали.

Thalassionema nitzschioides. Каспийский клон вида в опыте проявлял способность к росту в диапазоне изменений солености от 12 до 40 ‰, с оптимумом роста при 16—28 ‰.

У этого вида при повышении солености на 8 ‰ усиливалось общее окремнение створок. Шипики, обычно в норме располагающиеся между ареолами (табл. III, *1*), при 20 ‰ и выше не развивались. Сложные роты, развивающиеся на концах створок в норме (табл. III, *2*), при увеличении солености на 8 ‰ становились очень редкими, имели вид простых перекладин, т. е. простой роты (табл. III, *3*). При еще более высокой солености — 24 ‰ и выше — у многих створок ареолы вообще не имели роты, а при 40 ‰ очень редко встречались

створки с единичными ротами (почти все створки были лишены их). Часто на противоположных краях околоареольных углублений можно было видеть 2 комочка кремнезема в виде гранул, которые представляют собой не развившиеся далее зачатки роты (табл. III, *4*).

Наконец, повышение солености очень заметно усугубило нарушения, вызванные условиями культуры. Это выражалось прежде всего в том, что по сравнению с нормой (табл. III, *1*) на отдельных створках нарушалась равномерность расположения ареол, увеличивалось число дополнительных перфораций (табл. III, *5*). На некоторых створках краевые ареолы отсутствовали (табл. III, *6*), появлялись уродливые клетки (табл. III, *7*).

Возвращаясь к факту наличия в условиях повышенной солености клеток с гладкими створками с ареолами без роты и без шипиков, сходных по этим признакам с молодыми створками, еще не завершившими полностью морфогенеза, следует отметить, что они четко отличались от действительно молодых клеток сильным общим окремнением, а длительные наблюдения показали, что рота на ареолах этих клеток так и не образуется. Последнее свидетельствует о том, что такое недоразвитие ареол не связано с дефицитом кремния в питательной среде, иначе невозможно было бы сильное общее окремнение панцирей. Поэтому можно считать, что в вариантах опыта с высокой соленостью кремний в принципе доступен клетке. Мы полагаем, что в условиях высокой солености, не обычной для каспийской популяции, наряду с интенсивно идущим процессом общего окремнения панцирей метаболизм кремния в клетке претерпевает сбой, который не позволяет ей перейти к одному из последних этапов морфогенеза панциря — образованию роты, — что и приводит к формированию сильно окремнелых створок без роты.

С длительным воздействием условий культуры и фактора солености связаны тератологические изменения у *Th. nitzschioides*: появление единичных панцирей с асимметричными створками обычно слабогетерополярной, кеглевидной формы или створками, более широкими, чем в норме, несколько вздутыми в середине.

Grammatophora marina var. *marina*. Беломорский клон проявил способность к росту в диапазоне солености 12—40 ‰, с оптимумом при 25—35 ‰.

Изменения структуры панциря этой водоросли в связи с соленостью представляли особый интерес. В отличие от предыдущих видов, почти не проявивших способности к росту или росших очень слабо в значениях солености ниже контрольной, *G. marina* росла в градиенте изучаемого фактора по обе стороны от контроля (25 ‰). Сравнивая морфологию панцирей, выращенных в условиях различной солености среды, мы обратили внимание на развитие септ, которые в условиях как более низкой (сравнительно с контролем — табл. III, *8*), так и более высокой солености, становились тоньше, на них иногда образовывались многочисленные тонкие морщины (табл. III, *9*), края септ вокруг перфораций не утолщались (табл. III, *10*); длина каждой септы (имеется в виду общая длина двух ее половинок) заметно уменьшалась (табл. III, *11—14*), увеличивая, таким образом, длину перфораций (табл. IV, *1*). Для того чтобы установить факт сокращения длины септы под влиянием солености более достоверно, были проведены измерения ее при различных значениях солености питательных сред (по 100 створок); полученные результаты анализировали с помощью дисперсионного анализа.

Следует отметить, что предварительно нам необходимо было убедиться, имеется ли вообще коррелятивная связь между длиной септы и длиной створки. С этой целью мы обратились к природному материалу из Каспийского моря. В пробе просчитывалась длина створки и септы на 100 створках. Вычисленный коэффициент корреляции для этих признаков (Рокицкий, 1973) составил $r = 0.3$ (средняя ошибка $S_r = 0.09$ при $P < 0.01$), что свидетельствует лишь об очень слабой связи между длиной этих элементов в природном материале. Коэффи-

циент корреляции между длиной указанных элементов панциря из контрольной беломорской культуры (соленость 25 ‰, срок культивирования 20 сут) был значительно ниже, чем на природном материале, и составил $r = 0.01$ ($S_r = 0.1$ при $P < 0.01$). Это свидетельствует об отсутствии зависимости длины септы и створки в клоновой культуре. Такая разница между этим показателем для природного материала и для культуры понятна, так как в клоновой культуре длина створок изменялась незначительно и даже слабая зависимость длины

ТАБЛИЦА 2

Статистические показатели длины септы (мкм) *Grammatophora marina* в культурах с различной соленостью (срок культивирования 30 сут)

S, ‰	n	Фактические лимиты	M	$x \pm S_x$	σ	σ^2	v, % $\pm S_v$
12	100	3.5–7.0	5.0	5.2±0.11	1.08	1.17	20.77±1.47
16	100	6.8–8.0	8.0	7.4±0.07	0.65	0.42	8.78±0.62
20	100	6.0–9.0	8.0	7.9±0.06	0.59	0.35	7.47±0.63
25	100	6.0–9.0	8.0	8.2±0.05	0.51	0.26	6.22±0.44
30	100	6.5–9.0	8.0	8.1±0.06	0.63	0.39	7.38±0.56
35	100	6.0–9.0	8.0	8.2±0.05	0.54	0.29	6.59±0.47
40	100	6.0–9.0	8.0	7.9±0.07	0.65	0.43	8.23±0.58

Примечание. К — контрольная соленость.

септы от длины створки, установленная в природе, в культуре не могла проявиться. Таким образом, наблюдаемые в опытах различия в длине септы в клоновой культуре не были связаны с изменением длины створок; это же показала статистическая обработка материала (табл. 2).[2]

Как видно из табл. 2, соленость как в случае понижения ее, так и повышения, вызывала сокращение длины септы, но наиболее заметно было влияние солености при низких значениях — 12—16 ‰. Об этом свидетельствуют не только абсолютные значения длины септы, но и коэффициент вариации (v, %).

Дисперсионный анализ влияния фактора солености на длину септы по схеме однофакторного эксперимента показал, что различия в длине септы, вызванные фактором солености, значительно выше различий, возникающих под влиянием случайных факторов (табл. 3). Влияние солености на длину септы можно считать доказанным с вероятностью $P > 0.99$.

ТАБЛИЦА 3

Дисперсионный анализ показателей длины септы *Grammatophora marina* в культурах с различной соленостью

Изменчивость (вариация)	df	D	mS	$F_{факт}$	$F_{табл}$	
					$P = 0.05$	$P = 0.01$
Общая	699	1779.85	—			
По фактору	6	677.36	112.9	71	2.1	2.9
Остаточная	693	1102.49	1.59			

Изменчивость длины септы, очевидно, непосредственно связана с отклонениями в ходе морфогенеза, вызванными изучаемым экологическим фактором. Сравнивая процесс морфогенеза в контроле и в условиях пониженной солено-

[2] Для удобства измеряли не общую длину септы, а длину одной ее половины, поэтому в табл. 3 и объяснениях к ней в тексте мы оперируем цифрами, относящимися к половине септы.

сти, мы наблюдали, что влияние последней начинает сказываться на этом процессе не сразу, а на одном из последних его этапов — на стадии закладки септ. Этот элемент, заложенный в такой ситуации, нарастает очень слабо, края его не утолщаются; септа не изгибается у концов, как это обычно бывает в норме. Причем все эти процессы усугубляются с каждым новым делением, что и приводит к сокращению длины септы. В клетках же, многократно делившихся в этих же условиях солености не закладывается вся вальвокопула вообще, и такие клетки в дальнейшем уже больше не делятся. Необходимо отметить, что в противоположность остальным исследованным нами видам, *G. marina* var. *marina* в начальной точке оптимального диапазона солености имела нормальную структуру панциря, так как эта точка совпадала с контрольной соленостью.

Фактор солености, помимо воздействия на длину септы, очень заметно усугублял нарушения морфологии, вызванные условиями культуры. Это в первую очередь относится к изменению числа и к локализации двугубых выростов. При повышении солености до 35 ‰ и выше заметно увеличивается число клеток, которые в отличие от нормальных формируют третий вырост — субцентральный (табл. IV, *2—4*), а изредка и четвертый (табл. IV, *5*). Нередко в условиях повышенной и пониженной солености на одном конце створки полярный вырост не развивался (табл. IV, *6*). Структура створок часто отличалась нерегулярностью. К сожалению, статистическая обработка этих данных была невозможна, так как ее мы могли осуществить лишь в отношении признаков, различимых в СМ.

Как и все исследованные нами водоросли, эта диатомея, особенно при длительном воздействии фактора солености, образовывала тератологически измененные створки (табл. IV, *7*). Отмечались створки сильно вздутые на середине; у отдельных створок развивалось изогнутое в середине осевое поле; имелись случаи удвоения осевого поля.

Обобщая все изложенное, можно сказать, что влияние повышения солености на морфологию может выражаться в следующем: в увеличении числа двугубых выростов, неразвитии или недоразвитии некоторых элементов панциря (ареол поясковых ободков у *C. granii*, роты и шипиков у *Th. nitzschioides*, септы у *G. marina* и др.), усилении деформации формы ареол и велума (у *D. brightwellii*), усилении общего окремнения панцирей у большинства клонов.

Крайне скудные литературные данные (Schulz, 1971; Paasche et al., 1975; Li, Chiang, 1979) согласуются с установленной нами неоднозначностью воздействия исследуемого фактора на панцири различных видов диатомовых. Наблюдаемые нами изменения морфологии панцирей, связанные с соленостью, у клонов, выделенных из популяций, обитающих в опресненных морях, имели место при оптимальной для роста культур солености и, как правило, прогрессировали с градиентом фактора за пределы оптимума роста каждой клоновой культуры в сторону повышения солености. У беломорского же клона, выделенного из популяции, обитающей в условиях, близких к типично морским, эти изменения более резко были выражены при субоптимальных значениях фактора.

На основании наших исследований можно утверждать об отсутствии строгой специфичности в действии фактора солености на морфологию панциря диатомовых. Об этом свидетельствует и то, что наблюдаемое увеличение числа выростов и другие отмеченные выше изменения происходят под влиянием как солености, так и условий культуры (хотя в последнем случае воздействие несравненно более слабое).

Можно указать, что в отрывочных литературных данных об изменении морфологии панциря в связи с соленостью также отмечается реакция клеток на этот фактор, выражающаяся в увеличении длины выростов с опорами (Paasche et al., 1975) или же числа и нарушения упорядоченности двугубых выростов (Li, Chiang, 1979).

Сведения относительно влияния условий культуры и солености представляют интерес в свете изучения изменчивости панцирей диатомовых водорослей. Эта проблема альгологии разработана до настоящего времени недостаточно, между тем она очень важна для решения целого ряда вопросов систематики водорослей. Наши данные относительно неспецифического воздействия солености, по-видимому, могут иметь большое значение в систематике диатомовых, так как именно в этом характере воздействия солености можно видеть источник ошибок в идентификации видов и особенно из водоемов с колеблющейся или отклоняющейся от нормы соленостью (опресненные моря, эстуарии, лагуны и т. д.).

ЛИТЕРАТУРА

Брааруд Т. Культивирование морских организмов с целью выяснения влияния среды на популяции. — В кн.: Океанография. М.: Прогресс, 1965, с. 213—232. — *Генкал С. И., Балонов И. М.* Хранение препаратов водорослей для трансмиссионного электронного микроскопа. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 11, с. 1578—1579. — *Джафарова С. К.* К морфологии *Ditylum brightwellii* (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1984, т. 69, № 5, с. 671—674. — *Джафарова С. К.* Об экспериментальных исследованиях реакций диатомовых водорослей на соленость. 1986. 24 с. Деп. в ВИНИТИ 7.02.86, № 899-В86. — *Кабанова Ю. Г.* Органический фосфор как источник питания фитопланктона. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1958, спец. вып. № 1, с. 80—86. — *Караева Н. И., Джафарова С. К.* К морфологии *Coscinodiscus granii* (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 8, с. 1078—1081. — *Караева Н. И., Джафарова С. К.* К морфологии двух видов пеннатных диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1987, т. 72, № 8, с. 1052—1057. — *Караева Н. И., Шевченко А. Я.* К методике исследования диатомовых водорослей в сканирующем электронном микроскопе. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 7, с. 988—991. — *Карпевич А. Ф.* Выносливость рыб и беспозвоночных при изменении солености среды и методики ее определения. — Тр. Карадагской биол. ст., 1960, вып. 16, с. 86—131. — *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: Высш. шк., 1980. 292 с. — *Ланская Л. А.* Культивирование водорослей. — В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей (в условиях культур). Киев: Наук. думка, 1971, с. 5—21. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли — показатели солености воды. — В кн.: Диатомовый сборник. Л.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 186—205. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли планктона Черного моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 222 с. — *Прошкина-Лавренко А. И.* Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 243 с. — *Рокицкий П. Ф.* Биологическая статистика. Минск: Высш. шк., 1973. 319 с. — *Эльяшев А. А.* О простом способе приготовления высокопреломляемой среды для диатомового анализа. — Тр. НИИ геол. Арктики, 1957, вып. 4, с. 74—75. — *Allen E., Nelson E.* On the artificial culture of marine plankton organisms. — J. Mar. Biol. As. U. K., 1910, vol. 8, N 5, p. 421—474. — *Carpelan L.* Effect of salinity on algae distribution. — Ecology, 1964, vol. 45, N 1, p. 70—77. — *Geissler U.* Experimentelle Untersuchungen zur Variabilität der Schalenmerkmale bei einigen zentrischen Süswasser-Diatomeen. I. Der Einfluss unterschiedlicher Salzkonzentrationen auf den Valva-Durchmesser von *Stephanodiscus hantzschii* Grunow. — Beih. Nova Hedw., 1982, N 73, S. 211—247. — *Hasle G., Evensen D.* Brakish and freshwater species of the diatom genus *Skeletonema*. II. *Skeletonema potamos* comb. nov. — J. Phycology, 1975, vol. 12, p. 73—82. — *Hasle G., Fryxell G.* Diatoms: cleaning and mounting for light and elektron microscopy. — Trans. Amer. Microscop. Soc., 1970, vol. 89, N 4, p. 469—474. — *Hendey N.* An efficient technique for cleaning diatoms. — J. Roy. Microscop. Soc., 1938, vol. 58, p. 49—52. — *Hustedt F.* Die Systematik der Diatomeen in ihren Beziehungen zur Geologie und Ökologie nebst einer Revision des Halobien-Systems. — Svensk. Bot. Tidskr., 1953, Bd 47, S. 508—519. — *Kolbe R.* Zur ökologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen. — Pflanzenforsch., 1927, Hf 7, S. 1—146. — *Lange-Bertalot H., Bonik K.* Massenentwicklung bisher seltener und unbekannter Diatomeen als Indikator starker Abwasserbelastung in Flüssen. — Arch. Hydrobiol., 1976, Suppl. 49, Algolog. stud. 16, S. 303—332. — *Li C. W., Chiang Y. M.* A euryhaline and polymorphic new diatom *Proteucylindrus taiwanensis* gen. et sp. nov. — Brit. Phycology J., 1979, vol. 14, N 4, p. 377—384. — *Paasche E.* The influence of salinity on the growth of some plankton diatoms from brackish water. — Norwegian J. Botany, 1975, vol. 22, N 3, p. 209—215. — *Paasche E., Johansson S., Evensen D.* An effect of osmotic pressure on the valve morphology of the diatom *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge. — Phycologia, 1975, vol. 14, N 4, p. 205—211. — *Redecke H.* Zur Biologie der Niederländischen Brackwassertypen. — Bijdr. Dierk. Kon. Zool., Amsterdam, 1922, Bd 22, S. 329—335: — Schmid A.-M. Morphologische und physiologische Untersuchungen an Diatomeen des Neusiedler Sees: Methodik der analyse der Schalenmorphologie von *Cylindrotheca gracilis* (Brèb.) Grun. — Mikroskopie, 1976, Bd 32, S. 81—89. — *Schultz M.* Salinity-related polymorphism in the brackishwater diatom *Cyclotella cryptica*. — Can. J. Botany, 1971, vol. 49, p. 1285—1289. — *Simonsen R.* Untersuchungen zur Systematik und Ökologie der Bodendiatomeen der westlichen Ostsee. — Intern. Rev. Gesamt. Hydrobiol.

Syst. Beih., 1962, Bd 1, S. 1—144. — *Williams R.* Division rates of salt marsh diatoms in relation to salinity and cell size. — Ecology, 1964, vol. 45, N 4, p. 877—880.

Институт ботаники АН АзССР,
Баку.

Получено 5 VI 1987.

SUMMARY

The ultrastructure data on the effect of different salinity on the frustule morphology in four diatom species are given. More silica is deposited in the frustule as salinity rises. It is shown that the effect of salinity on the morphology of the species studied is not strictly specific.

УДК 582.26

В. А. Николаев

СИСТЕМА КЛАССА *CENTROPHYCEAE* (*BACILLARIOPHYTA*)

V. A. NIKOLAYEV. A SYSTEM OF THE CLASS *CENTROPHYCEAE* (*BACILLARIOPHYTA*)

Накопленная к настоящему времени обширная информация о тонком строении панциря диатомовых водорослей, его морфогенезе и истории развития таксонов позволили критически пересмотреть существующие классификации класса *Centrophyceae* и разработать с позиций современной систематики его новую систему.

Разработка филогенетической системы диатомовых водорослей имеет не только большое теоретическое, но и практическое значение в связи с тем, что диатомовые являются биологическими индикаторами при исследовании широкого круга проблем океанологии, гидробиологии, экологии, биостратиграфии, палеогеографии, палеоклиматологии, марикультуры и других.

Система F. Schütt (1896), господствовавшая на протяжении более 70 лет, в настоящее время не отражает уровень изученности диатомовых. Поэтому в последние годы были предприняты попытки создать новую классификацию диатомовых (Simonsen, 1972, 1979; Ross, Sims, 1973; Глезер, 1981, 1985; Николаев, 1984б). Анализ этих систем показывает, что между ними имеются существенные различия. Они обусловлены несколькими причинами: недостаточной изученностью морфологических особенностей панциря, особенно его порового аппарата у современных и древних диатомовых, различиями в подходах к оценке таксономической значимости признаков, их примитивности, эволюционной подвинутости и специализации, отсутствием оптимального соотношения между сравнительно-морфологическим и палеонтологическим методами, ограниченными сведениями о структурной эволюции панциря и его морфогенезе. Общим для всех классификаций является приоритетность морфологических признаков панциря, что позволяет объединить в общую систему как современные, так и вымершие диатомовые.

Результаты морфологических исследований панциря многочисленных современных и вымерших таксонов диатомовых водорослей подтвердили высказанное ранее предположение (Прошкина-Лавренко, 1974) о ведущей роли перфораций в таксономии центрических диатомовых. Существенный вклад в разработку этой теории внесен исследованиями последних лет (Глезер, 1983; Николаев, 1984а; Макарова, 1986). Были высказаны также новые предположения о происхождении и эволюции диатомовых (Round, Sims, 1981; Round, 1981; Round, Crawford, 1981, 1984) и изучен морфогенез створки и лабиатных выростов у отдельных видов центрических диатомовых (Li, Volcani, 1985а—с). Результаты этих исследований дают более аргументированные данные для разработки новой системы класса *Centrophyceae*.

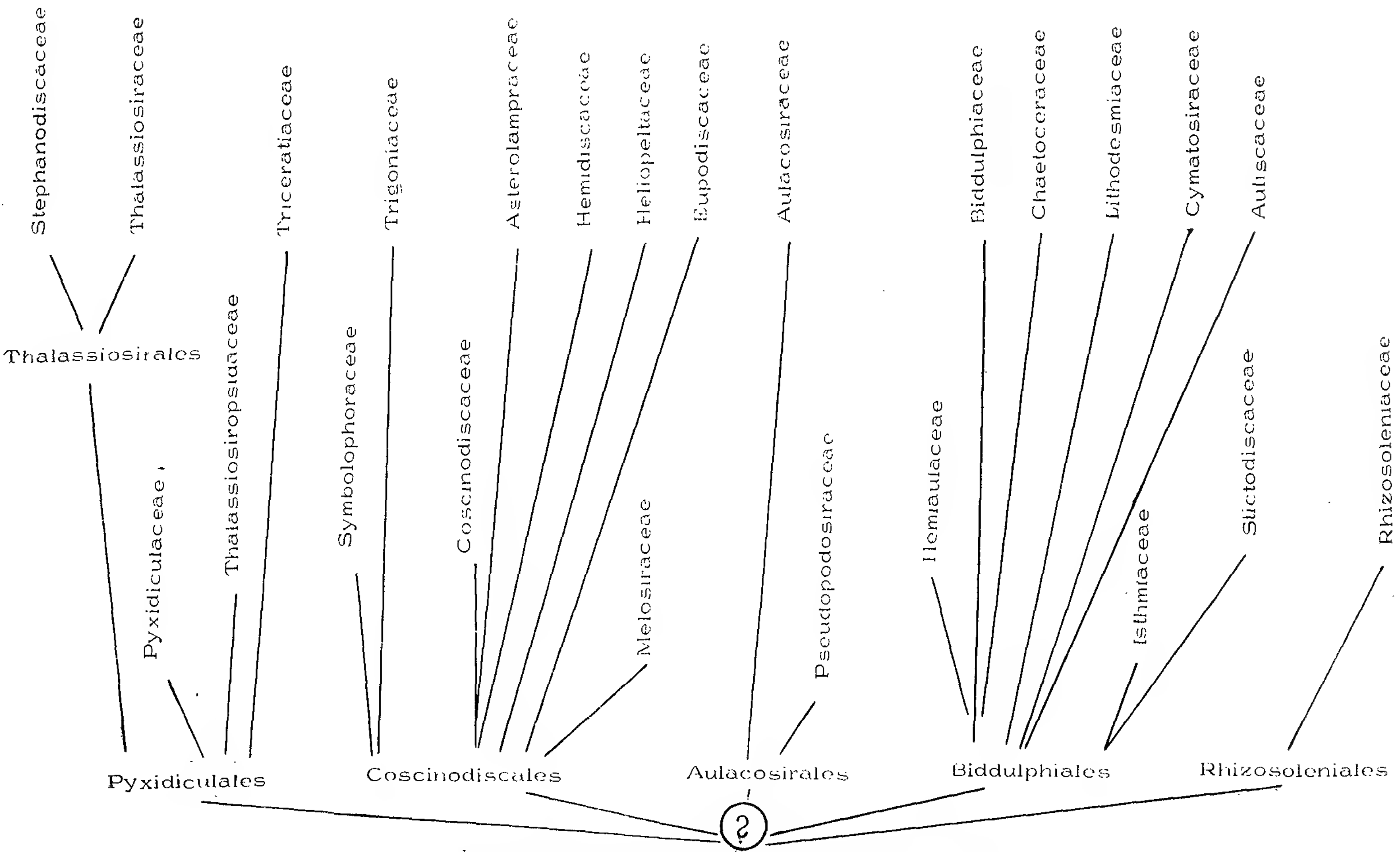
В основу настоящей системы, как и в более ранней классификационной схеме (Николаев, 1984б), положена совокупность морфологических признаков, отобранных на основе анализа их таксономической значимости. При разработке

системы использованы также и результаты исследования структурной эволюции панциря, особенно его порового аппарата.

Класс *Centrophyceae* имеет, вероятно, монофилетическое происхождение от архаичных диатомовых, покрытых кремнеземными чешуйками (см. рисунок). Эти диатомовые возникли скорее всего в прибрежных участках древних морей в домеловое время и прошли быстрый путь эволюции на ранней пластичной стадии (Round, Crawford, 1984). От архаичных клеток, вероятно, и берут начало 5 основных морфологических форм, соответствующих порядкам *Pyxidiculales*, *Aulacosirales*, *Coscinodiscales*, *Biddulphiales* и *Rhizosoleniales* (рис. 1). Пор. *Thalassiosirales* моложе, сформировался в миоценовое время. Дифференциация порядков является отражением адаптивной реакции к обитанию в свободном, прикрепленном, одиночном или колониальном состоянии. Внутри порядков эволюция протекала с различной скоростью и затрагивала не всю совокупность признаков одинаково (Макарова, 1986). Поэтому в пределах порядков возможно выделить семейства, находящиеся на различных уровнях эволюции.

Пор. *Pyxidiculales* (Николаев, 1987) древний, возник на раннем этапе эволюции диатомовых, его расцвет наблюдается в меловое—палеоценовое время. Ныне существующие, немногочисленные представители обитают в планктоне, реже — бентосе моря. Эволюция порядка шла по пути совершенствования ареол от поры тонкостенного панциря к локулярной ареоле с внутренним положением крибрума. Среди трех семейств этого порядка сем. *Pyxidiculaceae* (Николаев, 1984а) является наиболее древним. У его представителей имеются примитивные морфологические черты: форма панциря, близкая к шаровидной, неопределенное расположение многочисленных бугорчатых одногщелевых лабиатных выростов со слаборазвитой их внутренней частью и иногда пороидные и локулярные ареолы на одной створке. Эволюция колониальности в семействе ограничилась соединением клеток с помощью наружных трубок лабиатных выростов без изменения формы панциря. От древних форм сем. *Pyxidiculaceae*, вероятно, возникло монотипное сем. *Thalassiosiropsidaceae* (Николаев, 1987), у единственного представителя которого, *Thalassiosiropsis wittiana* (Pant.) Hasle (Hasle, Syvertsen, 1985), наблюдаются редукция лабиатных выростов и формирование новой структуры — кольцевидного выроста (Николаев, 1984а). Развитие семейства ограничивается периодом мел—нижний эоцен. Сем. *Triceratiaceae* (Глезер, 1986) относительно молодое, возникло в эоцене. Эта группа бентосная, дифференциация у нее затронула форму панциря (призматический с дистальными полюсами и глазками на их вершинах), но сохранился локулярный тип ареол.

Возникновение пор. *Thalassiosirales* (Глезер, Макарова, 1986) связано с появлением у его представителей способности к соединению клеток в колонию с помощью хитановых тяжей, выходящих из наружных отверстий выростов с опорами. Характерны для него также и слабая дифференциация формы панциря, малочисленность оттянутых лабиатных выростов и преобладание локулярных ареол с велумом на внутренней поверхности створки. Последний признак указывает на генетическое родство пор. *Thalassiosirales* с пор. *Pyxidiculales*, от которого он, вероятно, и возник в позднем эоцене. На раннем этапе эволюции пор. *Thalassiosirales* разделился на 2 филогенетические линии: сем. *Thalassiosiraceae*, представители которого обитают в морской среде, и сем. *Stephanodiscaceae* — обитателей пресных вод. Помимо экологического различия, у представителей этих семейств отмечаются особенности в строении ареол. Порядки *Pyxidiculales* и *Thalassiosirales* занимают обособленное положение в системе и рассматриваются в качестве самостоятельной древней филогенетической ветви, которая отклонилась на раннем этапе эволюции от других порядков класса.



Система диатомовых водорослей класса Centrophyceae,

Пор. *Coscinodiscales*, первые представители которого известны с мела, также древний, его расцвет наблюдается в эоцене. Эволюция порядка протекала в нескольких направлениях: осуществлялась дифференциация поверхности створки на соединительную и ассимилирующую (сем. *Melosiraceae*), происходило увеличение ассимилирующей поверхности створки благодаря образованию радиальной или концентрической волнистости (сем. *Heliopeltaceae*) или развитию радиальных камер в толще створки (сем. *Asterolampraceae*).

Колониальность у представителей порядка развита слабо, в основном это планктонные, реже бентосные одиночные формы. Исключение составляют род *Melosira* Ag. (сем. *Melosiraceae*) и сем. *Trigoniaceae* (Глезер, 1981), представители которых бентосные, колониальные. Для большинства представителей порядка характерны локулярные ареолы и краевое положение лабиатных выростов с разнообразным строением их внутренней части.

Наиболее примитивной группой порядка является сем. *Melosiraceae*, представителям которого присущи: форма панциря, близкая к шаровидной, неопределенное или краевое положение многочисленных одноцелевых бугорчатых лабиатных выростов и локулярные ареолы с цилиндрической формой камер (роды *Hyalodiscus* Ehr. и *Podosira* Ehr.). У представителей рода *Melosira* створка состоит из двух слоев ареол: наружного (с неправильно многоугольными камерами и наружным крибрумом) и внутреннего (с цилиндрическими мелкими камерами и ротой на внутренней поверхности створки).

Сем. *Coscinodiscaceae*, вероятно, возникло от форм, близких к представителям сем. *Melosiraceae*, но его эволюция шла по пути совершенствования локулярных ареол и развития внутренней части лабиатных выростов. Дальнейшая специализация отдельных локулярных ареол привела к возникновению сем. *Hemidiscaceae* с ложным узелком и сем. *Asterolampraceae* с радиальными камерами, при сохранении модели расположения лабиатных выростов по краю створки. Все 3 семейства генетически связаны между собой. Древнее сем. *Symbolophoraceae* и относительно молодое сем. *Trigoniaceae* характеризуются положением лабиатных выростов в центре створки. Оба семейства, хотя и связаны генетически с сем. *Coscinodiscaceae*, на что указывает единый тип строения ареол, но образуют, вероятно, самостоятельную филогенетическую ветвь. Сем. *Heliopeltaceae* возникло ранее мела, у него эволюционные преобразования затронули поверхность створки, но слабо отразились на строении порового аппарата, который представлен у некоторых родов — *Actinoptychus* Ehr. и *Lepidodiscus* Witt. — поровыми каналами, а у рода *Aulacodiscus* Ehr. — локулярными ареолами с толстыми межареольными перегородками и часто с закрытыми поровыми каналами в них. Особое положение занимает сем. *Eupodiscaceae*, у представителей которого, кроме признаков, указывающих на его принадлежность к пор. *Coscinodiscales*, имеются глазки на вершинах выпуклостей, расположенных по краю створки или на ее полюсах. Эволюция семейства была направлена на развитие структуры, обеспечивающей соединение клеток в колонию, что нашло отражение в изменении формы панциря и особенно рельефа створки, который не свойствен порядку в целом.

Древний пор. *Aulacosirales*, известный с мелового времени, вероятно, произошел от форм, близких к родам *Hyalodiscus* и *Podosira*. Эволюция порядка шла по пути превращения лицевой створки из ассимилирующей в соединительную и формирования краевого зубчатого гребня, с помощью которого клетки прочно соединены в колонию. Для представителей порядка характерны дисковидная или цилиндрическая форма панциря, пороидные ареолы, реже поровые каналы, а также краевое, иногда неопределенное положение многочисленных бесщелевых или одноцелевых лабиатных выростов. В пор. *Pseudopodosirales* (Глезер, 1981) ископаемые представители рода *Pseudopodosira* Jousé, вероятно, являются спорами. Перфорации загиба створки состоят из поровых каналов и бесщелевых лабиатных выростов. У видов рода *Paralia* Heib. клетки соеди-

пены в колонию с помощью зубчатого краевого гребня и лицевой поверхностью створки, лабиатные выросты также бесщелевые, но часто оттянутые. Сем. *Aulacosiraceae* молодое, возникло в олигоцене и, по-видимому, монотипное. У представителей рода *Aulacosira* клетки соединены в колонию с помощью краевого зубчатого гребня. Перфорации образованы пороидными ареолами и однощелевыми бугорчатыми лабиатными выростами, расположенными преимущественно по краю створки.

Пор. *Biddulphiales* — древняя группа, которая сформировалась ранее мела в связи с дифференциацией поверхности створки на бо́льшую, ассимилирующую, и меньшую, соединительную. Эволюция порядка шла по пути возникновения и совершенствования соединительных структур — выпуклостей с соединительными шипами, глазками, ложными глазками на их вершинах или длинных щетинок, что привело к значительному разнообразию формы панциря, предком которого был актиноморфный панцирь. Поровый аппарат претерпел незначительные эволюционные изменения. Для порядка характерны пороидные ареолы (часто вместе с отдельными поровыми каналами) и слабое развитие внутренней части лабиатных выростов при значительном разнообразии моделей их расположения. Сем. *Isthmiaceae*, вероятно, наиболее примитивное, поскольку характеризуется слабым развитием выпуклостей с ложными глазками на их вершинах и неопределенным расположением многочисленных лабиатных выростов. Древнее сем. *Stictodiscaceae* отличается упорядоченностью в расположении лабиатных выростов в центре створки, а форма панциря актиноморфная или имеет тенденцию к полигональности. Эволюция семейства направлена на приспособление к эпифитному существованию. У обоих семейств отмечается сходное строение пороидных ареол с волой, что позволяет судить об их общем предке. Ключевой группой порядка являются древние семейства *Hemiaulaceae*, *Biddulphiaceae* и относительно молодое сем. *Chaetoceraceae*, эволюционные преобразования в которых заключались в развитии соединительных структур на вершинах выпуклостей. У представителей сем. *Hemiaulaceae* на вершинах выпуклостей сформировались соединительные шипы, часто и ложные глазки. Сем. *Biddulphiaceae* лишено соединительных шипов, но на вершинах выпуклостей развились глазки или ложные глазки, а сем. *Chaetoceraceae* отличается присутствием длинных полых щетинок, которые несут не только соединительную, но и ассимилирующую функцию. К этой группе близко сем. *Lithodesmiaceae*, у которого, однако, соединение клеток в колонии осуществляется с помощью краевого гребня, а в центре створки находится двойной лабиатный вырост. В сем. *Cymatosiraceae*, известном с эоцена, отмечено разнообразие строения соединительных структур. Клетки соединены с помощью глазков на полюсах, краевых шипов или соединительных волосков, что позволяет считать его боковой ветвью порядка. Особое положение в порядке занимает сем. *Auliscaceae*, эволюционные изменения у представителей которого направлены на развитие по краю актиноморфных створок выпуклостей с глазками на их вершинах. Створки пронизаны поровыми каналами, а лабиатные выросты расположены между глазками у края створки. Эти признаки позволяют считать семейство самостоятельной филогенетической ветвью, которая отклонилась от главной эволюционной линии на раннем этапе становления порядка. Эволюция пор. *Biddulphiales* повторяет в некоторых чертах эволюцию пор. *Coscinodiscales*, отмечается параллелизм в развитии отдельных их структур, например глазков и ложных глазков.

Древний монотипный пор. *Rhizosoleniales* возник, вероятно, задолго до мела в результате формирования проксимальных, часто сильно оттянутых выпуклостей створки, с помощью которых клетки соединены в колонии. Вследствие развития этих выпуклостей и многочисленных вставочных ободков панцирь сильно удлинился по первальной оси. Эволюция порядка шла по пути совершенствования порового аппарата от порового канала и пороидной ареолы

к локулярной ареоле и совершенствованию соединительных структур. У большинства представителей отмечается редукция лабиатных выростов. В сем. *Rhizosoleniaceae* род *Rhizosolenia* Brightw. известен с мела, а в современных морях широко распространен в планктоне. Род *Pyxilla* Grev. вымерший, время его существования эоцен—миоцен, и, вероятно, большинство представителей рода — споры неизвестных нам видов рода *Rhizosolenia*.

Между современными классификациями класса *Centrophyceae* (Ross, Sims, 1973; Simonsen, 1979; Глезер, 1981, 1985) и нашей имеются наряду с общими чертами и существенные различия. Общим во всех обсуждаемых схемах является присутствие трех основных филогенетических ветвей, соответствующих порядкам *Coscinodiscales*, *Biddulphiales* и *Rhizosoleniales*, которые, однако, в системах R. Ross и P. Sims (1973), а также R. Simonsen (1979) имеют статус подпорядков. Филогенетические ветви в нашей схеме представлены шестью порядками, что близко к числу порядков в схеме З. И. Глезер (1981), в которой 3 указанных выше порядка дополнены порядками *Melosirales* и *Auliscales*. Последние 2 порядка в нашей классификации также отсутствуют. Пор. *Pyxidiculales* имеет некоторое сходство с подпорядком I в системе Ross и Sims (1973). Он состоит из родов, которые в предшествующих системах были включены в порядки *Coscinodiscales*, *Biddulphiales* и *Rhizosoleniales*. В сем. *Pyxidiculaceae* объединены роды *Anelus* Tempere, *Endictya* Ehr., *Pyxidicula* Ehr., *Stephanopyxis* Ehr. и *Thochosira* Kitton (Николаев, 1984а), которые полностью (в системе Simonsen (1979)) или частично (в системах Ross и Sims (1973) и Глезер (1981)) находились в сем. *Melosiraceae*. Роды *Pyxidicula* и *Stephanopyxis* были объединены в один род *Pyxidicula* (Стрельникова, Николаев, 1986), а группа меловых видов рода *Coscinodiscus* Ehr. исключена из него и переведена в род *Pyxidicula* (Николаев, Стрельникова, 1987), за исключением *Coscinodiscus wittianus* Pant., который G. Hasle и E. Syvertsen (1985) выделили в самостоятельный род *Thalassiosiropsis* Hasle и поместили в сем. *Thalassiosiraceae*. Этот род нами переведен в монотипное сем. *Thalassiosiropsidaceae*, которое отнесено к пор. *Pyxidiculales* (Николаев, 1987). Пор. *Pyxidiculales* был дополнен и монотипным сем. *Triceratiaceae* (Глезер, 1986). В системе Simonsen (1979) род *Gladius* Forti et Schulz помещен в сем. *Pyxillaceae* подпор. *Rhizosoleniineae*. Глезер (1981) оставила его в этом семействе, но в пор. *Melosirales*. Морфологической особенностью рода являются сильно удлиненный палочковидный панцирь, что сближает его с родом *Pyxilla*. Н. И. Стрельникова (1974) показала, что форма панциря у *Gladius speciosus* Schulz изменяется от шаровидной до палочковидной, но отсутствуют соединительные и вставочные ободки, которые характерны для рода *Pyxilla*. Поэтому исходя из строения ареол мы поместили данный род условно в сем. *Pyxidiculaceae*, предполагая, что выяснение строения внутренней части выроста позволит более точно определить систематическое положение рода. Вероятно, род *Trochosiropsis* Gles. также возможно условно отнести к этому семейству до выяснения строения его порового аппарата.

Сем. *Thalassiosiraceae* объединялось ранее с сем. *Melosiraceae* в подпорядок I (Ross, Sims, 1973) или в пор. *Melosirales* (Глезер, 1981). Simonsen (1979) поместил сем. *Thalassiosiraceae* в подпор. *Coscinodiscineae*. Выделение пор. *Thalassiosirales*, представителей которого мы ранее включали в одну группу, соответствующую рангу порядка (Николаев, 1984б), достаточно аргументировано, и поэтому он включен в нашу систему.

В системах Ross и Sims (1973) и Глезер (1981) первым стоит сем. *Melosiraceae*, а у Simonsen (1979) — сем. *Thalassiosiraceae*. Поскольку большинство древних родов из сем. *Melosiraceae* переведено нами в сем. *Pyxidiculaceae*, а также ранее было подтверждено, что пор. *Thalassiosirales* относительно молодой (Глезер, Макарова, 1986), то сем. *Pyxidiculaceae* и одноименный порядок мы поставили первым в нашей системе.

В сем. *Melosiraceae* нами объединены роды *Hyalodiscus*, *Melosira*, *Podosira*

и условно род *Corethron* Castr. Сем. *Pyxillaceae* мы объединили с сем. *Rhizosoleniaceae* одноименного порядка, а сем. *Rutilariaceae*, которое в нашей системе отсутствует, судя по литературным сведениям и данным, полученным нами в процессе исследования отдельных его представителей, вероятно, принадлежит к пор. *Biddulphiales*. Семейства *Thalassiosiraceae* и *Pseudopodosiraceae*, как было отмечено выше, отнесены к другим порядкам. Таким образом, объем пор. *Melosirales* сокращен до одного сем. *Melosiraceae*, которое по своим морфологическим признакам отнесено к пор. *Coscinodiscales*.

Семейства *Coscinodiscaceae*, *Hemidiscaceae*, *Asterolampraceae* и *Heliopeltaceae* пор. *Coscinodiscales* имеются во всех обсуждаемых системах. Различия заключаются в том, что из сем. *Coscinodiscaceae*, в частности из рода *Coscinodiscus*, нами была выделена группа видов с центральной группой лабиатных выростов, которая восстановлена в самостоятельный род *Symbolophora* Ehr. Этот род вместе с родами *Gossleriella* Schütt и *Trigonium* Cleve мы возвели в новое сем. *Symbolophoraceae* (Николаев, 1983), отличительным признаком которого являются центральная группа лабиатных выростов и расположение локулярных ареол в радиальных, собранных в пучки рядах. В связи с тем что род *Trigonium* имеет полигональный панцирь с ложными глазками на полюсах, ныне мы исключили его из сем. *Symbolophoraceae* и ввели в нашу систему в качестве монотипного сем. *Trigoniaceae*. Следуя Ross и Sims (1973), мы сохранили род *Brightwellia* Ralfs в сем. *Coscinodiscaceae*. В системе Simonsen (1979) он был помещен в сем. *Asterolampraceae*. Причиной дискуссии о систематическом положении рода является присутствие радиальных камер створки. Эти камеры, хотя и образованы из локулярных ареол, отличаются от камер представителей сем. *Asterolampraceae*. Сем. *Hemidiscaceae* нами расширено за счет рода *Pontodiscus* Temnisk. et Sheshuk., у одного представителя которого обнаружен ложный узелок (Моисеева и др., 1984). Систематический состав и объем сем. *Eupodiscaceae* в обсуждаемых системах различные. Simonsen (1972) поместил его в подпор. *Coscinodiscineae*. Ross и Sims (1973) объединили в это семейство по наличию глазков значительное число родов и включили его в подпорядок II, соответствующий пор. *Biddulphiales*. Simonsen (1979) придерживался мнения Ross и Sims, хотя и признавал, что объединение родов по этому признаку дискуссионно. В нашей схеме это семейство помещено в пор. *Coscinodiscales*, но в отличие от Глезер (1981) из него исключен род *Corona* и перенесен в сем. *Auliscaceae*, поскольку строение перфораций у него не соответствует характеристике сем. *Eupodiscaceae*, у представителей которого ареолы локулярные. Simonsen (1979) предполагал наличие филогенетической связи между семействами *Coscinodiscaceae* и *Hemidiscaceae* и вероятность общего предка у семейств *Coscinodiscaceae*, *Asterolampraceae* и *Heliopeltaceae*. Мы не исключаем эту вероятность, но считаем, что сем. *Asterolampraceae* более тесно связано с семействами *Coscinodiscaceae* и *Hemidiscaceae*, чем с сем. *Heliopeltaceae*. Положение пор. *Coscinodiscales* в обсуждаемых системах различное. Глезер (1981) поместила его после пор. *Biddulphiales*, аргументируя это примитивностью пороидных ареол и их расположением по отношению к более подвинутым локулярным ареолам. У представителей пор. *Coscinodiscales* преобладает актиноморфный тип панциря и иногда наблюдаются неопределенное большое число свободно расположенных многочисленных лабиатных выростов — признаки, более примитивные, чем полигональный панцирь, — и упорядоченность в расположении лабиатных выростов. Поэтому пор. *Coscinodiscales* мы традиционно помещаем перед пор. *Biddulphiales*.

Систематический состав и объем пор. *Biddulphiales* в обсуждаемых системах также имеют некоторые различия. Глезер (1981) выделила из него самостоятельный пор. *Auliscales* на основании присутствия мелких пороидных ареол и их расположения. В системах Ross и Sims (1973) и Simonsen (1979) род *Auliscus* Ehr. из-за присутствия глазков включен в сем. *Eupodiscaceae*. Исследование

строения перфораций показало, что у рода *Auliscus* они образованы поровыми каналами, а не пороидными ареолами. Панцирь у представителей сем. *Auliscaceae* с двумя и более выпуклостями и глазками на их вершинах. По-видимому, столь четкое обособленное сочетание ведущих таксономических признаков подтверждает выделение этого семейства в самостоятельный подпорядок (Hendey, 1964) или даже порядок (Глезер, 1981). Для решения вопроса о таксономическом статусе семейства и его объеме необходимы исследования с помощью СЭМ родов *Glyphodiscus* Grev., *Pseudoauliscus* Leud.-Fort., *Pseudocerataulus* Pant. и некоторых других, объединенных Simonsen (1979) в сем. *Eupodiscaceae*. В нашей схеме роды *Auliscus* и *Corona* в составе сем. *Auliscaceae* помещены в пор. *Biddulphiales*.

Род *Isthmia* в системе Simonsen (1979) включен в сем. *Biddulphiaceae*, а Глезер (1979) относила его к монотипному подсем. *Isthmioideae*. Особенности строения ареол и расположения лабиатных выростов позволяют род *Isthmia* выделить в одноименное семейство. Род *Biddulphiopsis* Stosch et Simonsen также принадлежит к этому семейству из-за сходства в расположении лабиатных выростов и строения ареол, несмотря на различия в форме панциря. Сем. *Stictodiscaceae* включено в нашу систему в объеме, предложенном Глезер (1981). У Simonsen (1979) это семейство имеет статус подсемейства. Морфологические особенности представителей этого семейства убедительно доказывают его самостоятельность и принадлежность к пор. *Biddulphiales*. Мнение Simonsen (1979) о тесной связи рода *Stictodiscus* с родом *Trigonium* несостоятельно из-за различий в строении ареол. Глезер (1979) полагала, что род *Stictodiscus* является исходным для всего пор. *Biddulphiales*, однако строение ареол и расположение лабиатных выростов не подтверждает это мнение. Принадлежность других родов, включенных Simonsen (1979) в подсемейство *Stictodiscineae*, сомнительна, поскольку они отличаются строением ареол и расположением лабиатных выростов.

Два близких семейства *Hemiaulaceae* и *Biddulphiaceae* в нашей схеме являются самостоятельными, что соответствует их положению и в системе Ross и Sims (1973). Simonsen (1979) рассматривал их в качестве подсемейств в сем. *Biddulphiaceae*. Глезер (1979) объединила роды *Trinacria* Heib. и *Sheshukovia* Gles. в подсем. *Sheshukovioideae* Gles. (Глезер, 1975). В результате 2 близких рода — *Hemiaulus* Ehr. и *Trinacria*, — имеющих соединительные шипы на вершинах выпуклостей, находились в разных подсемействах. Ross и Sims (1973) включили в состав сем. *Hemiaulaceae* только 2 рода — *Hemiaulus* и *Trinacria* — и отметили, что соединительные шипы являются отличительным признаком этого семейства. Simonsen (1979) при характеристике подсем. *Hemiauloideae* указал, что соединительные шипы всегда имеются, а ложные глазки часто отсутствуют. Кроме несомненно относящихся к этому подсемейству родов *Hemiaulus*, *Trinacria* и *Goniothecium* Ehr., он включил и роды, существенно различающиеся по морфологическим признакам, — *Eucampia* Ehr., *Odontotropis* Grun., *Riedelia* Jousé et Sheshuk-Poretsk. и др. У представителей рода *Eucampia* на вершинах выпуклостей имеются глазки, а выросты рога расположены на вершинах выпуклостей спор или конечных клеток колонии и не гомологичны соединительным шипам. Морфология видов рода *Odontothropis*, как показали наши исследования, существенно отличается от представителей родов *Hemiaulus* и *Trinacria*. Таксономическое положение этого рода неясно. Род *Riedelia* на основании изучения его морфологии с помощью СЭМ, вероятно, следует поместить в пор. *Rhizosoleniales*. Род *Cymatosira* Grun. вместе с другими близкими родами был выделен Hasle с соавторами (1983) в самостоятельное сем. *Cymatosiraceae*, которое и включено в нашу систему. Ross и Sims (1985) на основании исследования с помощью СЭМ древних видов родов *Hemiaulus* и *Biddulphia*, имеющих соединительные шипы, выделили новые роды — *Briggera* Ross et Sims, *Strelnikovia* Ross et Sims и другие, — которые они включили в сем. *Hemiaulaceae*.

Столь значительные номенклатурные изменения среди представителей подсем. *Hemiauloideae* в объеме Simonsen (1979) свидетельствуют о его сборном характере. Систематическое положение и объем семейств *Chaetoceraceae* и *Lithodesmiaceae* аналогичны их статусу в системе Simonsen (1979). В нашей системе отсутствует сем. *Kittoniaceae* Gles., установленное Глезер (1981) и включающее роды *Kittonia* Gr. et St. и *Keratophora* Pant. Морфологические особенности представителей рода *Kittonia* были изучены Sims и Holmes (1983), и мы согласны с их оценкой положения этого рода в сем. *Heliopeltaceae*.

В системе Simonsen (1979) подпор. *Biddulphiineae* помещен после подпор. *Rhizosoleniineae*. Это объясняется тем, что, по его мнению, между семействами *Melosiraceae* и *Pyxillaceae* имеется филогенетическая связь. Однако мы считаем, что это мнение ошибочно, оно основывается на неправильных данных о строении ареол и положении лабиатных выростов.

Положение и объем пор. *Rhizosoleniales* дискуссионны. Отличительным признаком подпор. *Rhizosoleniineae* Simonsen (1979) считал отсутствие краевого кольца лабиатных выростов и на этом основании предполагал некоторое его сходство с подпор. *Biddulphiineae*. Однако краевой лабиатный вырост у видов родов *Dactyliosolen* Castr. и *Guinardia* Perag. является, вероятно, производным от краевого кольца, которое, возможно, имелось у древних предков этого порядка. У древнего вида *Rhizosolenia pokrovskajae* (Jousé) Streln. на вершине створки имеются щелевидные отверстия, которые, по-видимому, являются наружными отверстиями лабиатных выростов. Если это предположение подтвердится, то наиболее древний вид рода *Rhizosolenia* будет характеризоваться центральной группой лабиатных выростов. Simonsen (1979) объединил в подпор. *Rhizosoleniineae* 2 семейства — *Pyxillaceae* и *Rhizosoleniaceae*, — но не указал принципиальных различий между ними. Глезер (1981) поместила сем. *Pyxillaceae* в пор. *Melosirales*, а сем. *Rhizosoleniaceae* сохранила в порядке того же названия. Это разделение Глезер (1983) обосновала различиями в строении панциря, полагая, что их удлинение по первальвной оси у видов родов *Pyxilla* и *Rhizosolenia* возникло разными путями: у первого — за счет развития загиба створки, а у второго — на основании формирования вставочных ободков. Позднее Глезер (1985) считала род *Rhizosolenia* принадлежащим к пор. *Melosirales* и исключила пор. *Rhizosoleniales* из своей классификации. Исследования тонкопунктирных оболочек у *Pyxilla gracilis* Tempere et Forti, которые неоднократно наблюдались с помощью СМ у этого и других видов рода различными авторами (Hendey, 1969; Hajos, 1976; Gombos, 1976), показали их большое сходство с вставочными ободками *Rhizosolenia alata* и других видов этого рода, что подтверждает предположение Simonsen (1979) о том, что многие виды рода *Pyxilla* являются спорами видов рода *Rhizosolenia*. Мало вероятно, что виды рода *Pyxilla*, возникшего в эоцене и не имеющего представителей в современной флоре диатомовых, являются вегетативными клетками, а не спорами более древнего, известного с мелового времени рода *Rhizosolenia*, виды которого широко распространены в планктоне современных морей. На этом основании было высказано предположение о более тесной филогенетической связи между семействами *Pyxillaceae* и *Rhizosoleniaceae* (Николаев, 1984б). Выделение сем. *Pyxillaceae* мы считаем необоснованным и род *Pyxilla* отнесли к сем. *Rhizosoleniaceae*, род *Gladius*, как уже отмечалось выше, перенесен нами в сем. *Pyxidiculaceae*. Самостоятельность рода *Pyrgupyxis* мало вероятна (Стрельникова, 1982), а род *Gyrodiscus* (*G. vortex* Witt) на основании наших исследований с помощью СЭМ, скорее, является покоящейся спорой неизвестной диатомовой.

Представления о филогенетических связях между порядками и семействами в значительной мере дискуссионны. Несмотря на присутствие многочисленных палеонтологических данных, они носят предположительный характер. Проблема заключается в том, что мы не знаем большей части эволюционного пути диатомовых, начиная с самых ранних этапов их развития, так как к меловому

времени уже сформировались основные эволюционные линии. Даже за период от мела до современности, когда в отложениях различного возраста имеются многочисленные остатки панцирей диатомовых, проследить эволюционные связи между родами и семействами в большинстве случаев невозможно. Поэтому все попытки вывести один порядок из другого или установить эволюционную последовательность семейств имеют гипотетический характер, за исключением отдельных, относительно молодых таксонов, для которых филогенетические связи можно проследить на основании эволюции морфологических структур панциря.

Класс *Centrophyceae*

Порядок *Pyxidiculales* Nikolaev
    Сем. *Pyxidiculaceae* Nikolaev
    Сем. *Thalassiosiropsidaceae* Nikolaev
    Сем. *Triceratiaceae* Gles.
Порядок *Thalassiosirales* Gles. et Makar.
    Сем. *Thalassiosiraceae* (Lebour) Hasle
    Сем. *Stephanodiscaceae* Makar.
Порядок *Coscinodiscales* Kützing
    Сем. *Melosiraceae* Kützing
    Сем. *Symbolophoraceae* Nikolaev
    Сем. *Trigoniaceae* Gles.
    Сем. *Coscinodiscaceae* Kützing
    Сем. *Asterolampraceae* Smith
    Сем. *Hemidiscaceae* (Hendey) Simonsen
    Сем. *Heliopeltaceae* Smith
    Сем. *Eupodiscaceae* Kützing
Порядок *Aulacosirales* Nikolaev
    Сем. *Pseudopodosiraceae* Gles.
    Сем. *Aulacosiraceae* Mois.
Порядок *Biddulphiales* Kützing
    Сем. *Isthmiaceae* Schütt
    Сем. *Stictodiscaceae* Schütt
    Сем. *Hemiaulaceae* Jousé, Kiss. et Poretskiy
    Сем. *Biddulphiaceae* Kützing
    Сем. *Chaetoceraceae* Smith
    Сем. *Lithodesmiaceae* H. et M. Perag.
    Сем. *Cymatosiraceae* Hasle, Stosch et Syvertsen
    Сем. *Auliscaceae* Hendey
Порядок *Rhizosoleniales* Petit
    Сем. *Rhizosoleniaceae* Petit

ЛИТЕРАТУРА

Глезер З. И. К ревизии рода *Triceratium* Ehr. sensu Hustedt (1930) (*Bacillariophyta*).— Бот. журн., 1975, т. 60, № 9, с. 1304—1310. — *Глезер З. И.* Эволюция и систематика порядка *Biddulphiales* (*Bacillariophyta*). — Палеонтол. журн., 1979, № 1, с. 110—120. — *Глезер З. И.* К разработке новой классификации диатомовых водорослей. — В кн.: Систематика, эволюция, экология водорослей и их значение в практике геологических исследований. Киев: Наук. думка, 1981, с. 108—110. — *Глезер З. И.* Таксономическая значимость признаков у диатомовых водорослей в свете разработки новой классификации *Bacillariophyta*. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 993—1002. — *Глезер З. И.* Значение исследований по систематике диатомовых водорослей для биостратиграфии и палеогеографии. — Ежегодник ВПО, 1984, т. 27, с. 284—296. — *Глезер З. И.* К разработке новой классификации диатомовых водорослей. — В кн.: Актуальные вопросы современной палеоальгологии. Киев: Наук. думка, 1985, с. 65—69. — *Глезер З. И.* О положении рода *Triceratium* s. str. (*Bacillariophyta*) в системе диатомовых водорослей. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 11, с. 1543—1545. — *Глезер З. И., Ма-*

карова *И. В.* Новый порядок и семейство диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 5, с. 673—676. — *Макарова И. В.* Классификация диатомовых водорослей на современном этапе и проблема построения их филогенетической системы. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 6, с. 713—722. — *Моисеева А. И., Николаев В. А., Шешукова-Порецкая В. С.* О положении рода *Pontodiscus miocenicus* (Krasske) Moiss. et Sheshuk. в системе *Bacillariophyta*. — Новости сист. низш. раст., 1984, т. 21, с. 31—32. — *Николаев В. А.* О роде *Symbolophora* (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 1112—1128. — *Николаев В. А.* О значении строения ареол для таксономии диатомовых водорослей. — Бот. журн., 1984а, т. 69, № 8, с. 1040—1046. — *Николаев В. А.* К построению системы центрических диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 11, с. 1468—1474. — *Николаев В. А.* Два новых таксона диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*): порядок *Pyxidiculales* и семейство *Thalassiosiropsidaceae*. — Бот. журн., 1987, т. 72, № 3, с. 378—380. — *Николаев В. А., Стрельникова Н. И.* Новые данные о структуре и систематическом положении видов рода *Coscinodiscus* (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1987, т. 72, № 2, с. 245—247. — *Прошкина-Лавренко А. И.* О таксономии диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1974, т. 59, № 6, с. 895—901. — *Стрельникова Н. И.* Диатомеи позднего мела. — М.: Наука, 1974. 145 с. — *Стрельникова Н. И.* К ревизии родов *Gladius* Schulz, *Pyxilla* Greville, *Pyrgupyxis* Hendey (*Bacillariophyta*). — В кн.: Морская микропалеонтология. М.: Наука, 1982, с. 163—166. — *Стрельникова Н. И., Николаев В. А.* К ревизии родов *Stephanopyxis* и *Pixidicula* (*Bacillariophyta*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 7, с. 950—953. — *Gombos A. M.* Paleogene and neogene diatoms from the Falkland plateau and Malvinas outer basin: Leg. 36, DSDP. — In: Barker P. F., Daziel I. W. D. et al. Initial Rep. DSDP, 1976, vol. 36, p. 575—687. — *Hajos M.* Upper eocene and lower oligocene *Diatomaceae*, *Archaeomonadaceae* and *Silicoflagellatae* in South-Western Pacific sediments, Leg. 29, DSDP. — In: Hollister C. D., Craddock C. et al. Initial Rep. DSDP, 1976, vol. 35, p. 817—833. — *Hasle G. R., Stosch H., Syvertsen E.* *Cymatosiraceae*, a new diatom family. — Bacillaria, 1983, vol. 6, p. 9—56. — *Hasle G. R., Syvertsen E.* *Thalassiosiropsis*, a new diatom genus from the fossil records. — Micropaleontology, 1985, vol. 31, N 1, p. 82—91. — *Hendey I.* *Bacillariophyceae* (Diatoms). — In: An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Fishery Invest., 1964, ser. 4, pt. 5, p. 317. — *Hendey I.* *Pyrgupyxis*, a new genus of diatoms from a South Atlantic eocene core. — Occ. Pap. Colifor. Acad. Sci., 1969, N 72, p. 1—6. — *Li C.-W., Volcani B.* Studies on the biochemistry and fine structure of silica shell formation in diatoms. VIII. Morphogenesis of the cell wall in centric diatom, *Ditylum brightwellii*. — Protoplasma, 1985a, N 124, p. 10—29. — *Li C.-W., Volcani B.* Studies on the biochemistry and fine structure of silica shell formation in diatoms. IX. Sequential valve formation in a centric diatom, *Chaetoceros rostratum*. — Protoplasma, 1985b, N 124, p. 30—41. — *Li C.-W., Volcani B.* Studies on the biochemistry and fine structure of silica shell formation in diatoms. X. Morphogenesis of the labiate process in centric diatoms. — Protoplasma, 1985c, N 124, p. 147—156. — *Ross R., Sims P. A.* Observations of family and generic limits in the *Centrales*. — Nova Hedwigia, 1973, Beih. 45, p. 97—132. — *Ross R., Sims P. A.* Some genera of the *Biddulphiaceae* (diatoms) with interlocking linking spines. — Bul. Brit. Mus. Nat. Hist. (Bot.), 1985, vol. 13, N 3, p. 277—381. — *Round F. E.* Some aspects of the origin of Diatoms and their subsequent evolution. — Bio Systems, 1981, vol. 14, N 3—4, p. 483—486. — *Round F. E., Crawford R. M.* The lines of evolution of *Bacillariophyta*. I. Origin. — Proc. Roy. Soc. London, ser. B, Biol. Sci., 1981, N 211, p. 237—260. — *Round F. E., Crawford R. M.* The lines of evolution of *Bacillariophyta*. II. The centric series. — Proc. Roy. Soc. London, ser. B, Biol. Sci., 1984, N 221, p. 169—188. — *Round F. E., Sims P. A.* The distribution of diatom genera in marine and freshwater environments and some evolutionary considerations. — In: Proc. sixth int. symp. rec. foss. diatoms. Koeltz: Königstein, 1981, p. 301—320. — *Schütt F.* *Bacillariales* (Diatomeae). — In: Engler A., Prante K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1896, Bd 1, S. 31—150. — *Simonsen R.* Ideas for a more natural system of the centric diatoms. — Nova Hedwigia, 1972, Beih. 39, p. 37—54. — *Simonsen R.* The diatom system: ideas on phylogeny. — Bacillaria, 1979, vol. 2, p. 9—71. — *Sims P. A., Holmes R. W.* Studies on the «kittonii» group of *Aulacodiscus* species. — Bacillaria, 1983, vol. 6, p. 267—292.

Получено 9 X 1987.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

SUMMARY

Based on the extensive information about the ultrastructure of diatom frustule, its morphogenesis and the history of development of the taxa, the contemporary classifications of the *Centrophyceae* were revised and the system of the classification was worked out using the principles of modern systematics.

УДК 581.331.2 : 582.475.2

А. М. Мошкович

КЛЕТКА-НОЖКА МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА *PICEA ABIES* (*PINACEAE*)

A. M. MOSHKOVICH. A STALK-CELL OF *PICEA ABIES* (*PINACEAE*) MALE GAMETOPHYTE

В результате светооптического изучения клетки-ножки мужского гаметофита *Picea abies* установлено, что она сохраняет интактность в течение всего периода роста пыльцевой трубки, находясь в тесном контакте со сперматогенной клеткой, а после деления ее ядра и образования спермиев — со спермиевой клеткой.

Клетка-ножка (в отечественной литературе используется также термин «стебельковая клетка»: см. Цингер, Размологов, 1972) — один из структурных элементов мужского гаметофита голосеменных растений. Вместе со сперматогенной, или базальной, клеткой она образуется в результате деления генеративной клетки пыльцевого зерна. Отметим, что в настоящей работе мы пользовались терминологией, принятой нами в отношении элементов мужского гаметофита (Мошкович, 1986).

При изучении мужского гаметофита ели обыкновенной (Мошкович, 1986; Мошкович, Чеботарь, 1986) мы столкнулись с тем фактом, что сведения о клетке-ножке в роде *Picea* — *P. abies* = *P. excelsa*, *P. vulgaris* (Strasburger, 1892; Беляев, 1923; Pollock, 1906; Козубов, 1974), *P. glauca* (Hutchinson, 1915; Owens, Molder, 1979), *P. sitchensis* (Owens, Molder, 1980), равно как и в отношении других представителей сем. *Pinaceae* (см. Vazart, 1958; Sterling, 1963), весьма фрагментарны и противоречивы. Чаще всего о ней упоминается вскользь. К более детальным следует отнести исследование K. Miyake (1903), который, изучая развитие мужского гаметофита *P. excelsa*, проследил развитие клетки-ножки с момента ее образования на протяжении всего роста пыльцевой трубки. Аналогичные исследования видов рода *Pinus* выполнены M. Ferguson (1904). Противоречивость данных касается двух основных моментов: характера деления генеративной клетки и особенностей продуктов деления в момент их образования, а также продолжительности существования клетки-ножки в процессе развития мужского гаметофита. Выяснение этих вопросов — цель настоящего исследования. Помимо определенного самостоятельного значения, полученные данные могут представить интерес в связи с аспектами функциональной роли клетки-ножки и тенденциями ее изменений в эволюционном развитии мужского гаметофита хвойных.

Материал и методика

Клетка-ножка мужского гаметофита *Picea abies* (L.) Karst. исследована с момента ее образования до излияния содержимого пыльцевой трубки в яйцеклетку. Для проведения исследования в сезоны 1980 и 1982 гг. через день фиксировали мужские стробилы и семяпочки с прорастающими в них пыльцевыми зернами и

растущими пыльцевыми трубками. Сбор материала проводили с деревьев ели обыкновенной, растущих на территории парка-дендрария г. Кишинева. Для фиксации использовали жидкость Навашина (хром—ацет—формол, 10 : 4 : 1) с предварительным погружением материала на 2—3 мин в ацет—алкоголь (1 : 3). Исследование проводили на постоянных препаратах, приготовленных по общепринятой методике. Толщина парафиновых срезов 18—22 мкм, окраска железным гематоксилином, по Гайденгайну.

Препараты исследованы с помощью микроскопа МБИ-3. Рисунки выполнены с использованием рисовального аппарата РА-4.

Результаты и их обсуждение

Деление генеративной клетки, положение и особенности клетки-ножки в момент образования

Клетка-ножка и сестринская с ней сперматогенная клетка образуются в результате деления генеративной клетки пыльцевого зерна. По своей ориентации это деление у ели, как и у других представителей сосновых, является периклинальным. В результате по оси полярности пыльцевого зерна дочерние клетки располагаются друг за другом, при этом клетка-ножка занимает проксимальное положение по отношению к сперматогенной клетке (рис. 1). Обратное расположение этих клеток описано для двух представителей сем. *Taxodiaceae* (Sterling, 1963).

Периклинальное направление деления генеративной клетки пыльцевого зерна у сосновых можно считать установленным фактом, однако оно характерно не для всех голосеменных растений. У *Cycas revoluta*, *Ginkgo*, *biloba*, представителей семейств *Araucariaceae* и *Podocarpaceae*, в результате деления генеративной клетки возникает антиклинальная стенка и соответственно дочерние клетки расположены на одном уровне, рядом (Sterling, 1963).

Данные наших исследований показали, что деление генеративной клетки с образованием клетки-ножки и сперматогенной клетки является у ели обыкновенной четвертым и последним делением, которое происходит в развивающемся пыльцевом зерне до раскрывания микроспорангия, т. е. до опыления. Полученные нами данные отличаются от таковых Г. М. Козубова (1974), согласно которым у ели обыкновенной в условиях Крайнего Севера деление генеративной клетки происходит после попадания пыльцевого зерна в семяночку и в редких случаях в микроспорангии. Аналогичные наблюдения описаны и в отношении ели ситкинской *P. sitchensis* (Owens, Molder, 1980). Возможные причины различий полученных нами результатов и данных литературы уже обсуждались (Мошкович, 1986). По этому вопросу наши наблюдения согласуются с таковыми большинства исследователей мужского гаметофита как ели обыкновенной, так и других видов ели (Strasburger, 1892; Thibout, 1896: цит. по Sterling, 1963; Miyake, 1903; Pollock, 1906; Hutchinson, 1915; Owens, Molder, 1979; Singh, Owens, 1981). К сказанному следует добавить, что в ряде обзоров (Vazart, 1958; Sterling, 1963; Konar, Oberoi, 1969) на основании обобщения обширной литературы по мужскому гаметофиту голосеменных род *Picea* включен в число шести родов сем. *Pinaceae*, у которых деление генеративной клетки происходит до выхода пыльцы из микроспорангия.

Сразу после образования сестринские клетка-ножка и сперматогенная клетка обнаруживают значительное сходство. Клетки и их ядра практически одинаковы по размерам. Идентична также структура ядер и цитоплазмы. Последняя характеризуется значительной плотностью (рис. 1).

Если исследователи более или менее единодушны по вопросу ориентации деления генеративной клетки пыльцевого зерна, то мнения расходятся в отношении характера деления — равное это деление или нет? Неравное деление

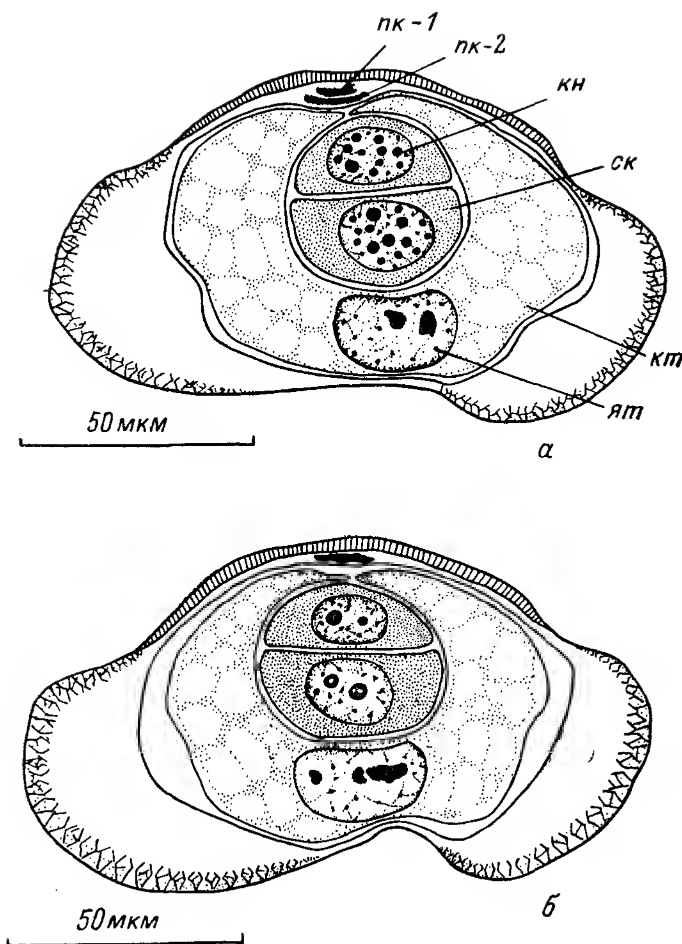


Рис. 1. Пятиклеточное пыльцевое зерно.

По оси полярности за проталлиальными клетками расположены сперматогенная клетка и ядро клетки трубки. Цитоплазма и ядра клетки-ножки и сперматогенной клетки структурно идентичны. *а* — в ядрах обеих клеток содержатся многочисленные ядрышки, *б* — на более поздней стадии вместо многочисленных ядрышек видны только 2 довольно крупных ядрышка. Здесь и на рис. 2—4: *пк* — проталлиальные клетки, *кн* — клетка-ножка, *ск* — сперматогенная клетка, *кт* — клетка трубки, *ят* — ядро трубки.

отмечено у *Picea glauca* (Owens, Molder, 1979) и *P. sitchensis* (Owens, Molder, 1980). В результате такого деления, по сообщениям упомянутых авторов, образуются маленьких размеров клетка-ножка и крупная сперматогенная клетка. С другой стороны, K. Miyake (1903), изучавший развитие мужского гаметофита у *P. excelsa*, указывает, что клетка-ножка и сперматогенная клетка в момент образования почти одинаковы по размерам и структуре. С данными этого автора согласуются и наши наблюдения.

Поскольку исследования проведены на разных видах ели, различия полученных данных о характере деления можно было объяснить видоспецифичностью этого признака. Возможно также предположить, что различия связаны с варьированием степени неравномерности деления. Подобное варьирование наблюдали при образовании проталлиальных клеток у *P. glauca*, что приводило иногда к образованию довольно крупных проталлиальных клеток (Owens, Molder, 1979). Нам представляется, что различие данных можно скорее всего объяснить разными интервалами при сборе материала. Цитированные выше авторы (Owens, Molder, 1979, 1980) фиксировали материал с недельным интервалом, в течение

которого при более интенсивном росте сперматогенной клетки по сравнению с клеткой-ножкой между ними несомненно появляется заметная разница. Нами фиксация проводилась через день, что дало возможность составить более детальную картину изменений обеих дочерних клеток, образовавшихся в результате деления генеративной клетки.

Изменения клетки-ножки в процессе развития мужского гаметофита

Будучи почти равноценными в момент образования, клетка-ножка и сперматогенная клетка начинают обнаруживать различия, когда пыльцевые зерна еще находятся в микроспорангиях. Различия проявляются прежде всего в размерах: сперматогенная клетка становится заметно крупнее клетки-ножки. Последняя, находясь между быстро растущей сперматогенной и второй проталлиальной клетками, приобретает форму плосковыпуклой линзы, а ядро несколько вытягивается вдоль длинной оси клетки и становится овальным. Однако ядра и цитоплазма сестринских клеток сохраняют сходство. В дальнейшем в ядрах обеих клеток происходят сходные изменения: вместо большого числа ядрышек, наблюдавшихся ранее, в ядре содержится одно-два ядрышка (рис. 1, *б*).

По мере развития пыльцевого зерна различия между клеткой-ножкой и сперматогенной клеткой усиливаются: на фоне весьма медленного увеличения клетки-ножки особенно заметен продолжающийся интенсивный рост сперматогенной клетки и ее ядра. Сперматогенная клетка несколько округляется, в то время как клетка-ножка сохраняет линзовидную форму. Цитоплазма обеих клеток еще обнаруживает сходство по степени плотности.

Попав в семяпочку, пыльцевое зерно в течение 4—5 дн находится в состоянии покоя, а его структурные элементы сохраняют фиксированное положение. Первые наблюдавшиеся нами изменения состояния клетки-ножки после проникновения пыльцевого зерна в семяпочку — это заметное снижение плотности ее цитоплазмы. Такие изменения совпали с началом прорастания пыльцевого зерна — в последнем появилось выпячивание интины. Описываемый момент представлен на рис. 2, *а*, из которого можно видеть, что клетка-ножка и сперматогенная клетка сохраняют фиксированное положение. Сместилось лишь ядро клетки-трубки, которое в непроросшем пыльцевом зерне находится на дистальном его полюсе в одном ряду по оси полярности с остальными клетками, обычно под сперматогенной клеткой. После выхода ядра клетки-трубки из пыльцевого зерна в пыльцевую трубку клетка-ножка и сперматогенная клетка в течение некоторого времени продолжают сохранять фиксированное положение (рис. 2, *б*).

Еще более заметны изменения клетки-ножки с началом ее перемещения вслед за сперматогенной клеткой в направлении выхода из пыльцевого зерна в пыльцевую трубку (рис. 3, *а*, *б*). Клетка-ножка увеличивается в размерах, округляется, ядро приобретает сферическую форму, значительно усиливается вакуолизация цитоплазмы.

После выхода сперматогенной клетки, а вслед за ней и клетки-ножки из пыльцевого зерна в пыльцевую трубку клетка-ножка «обгоняет» базальную клетку. Вначале ее можно видеть сбоку, а затем впереди сперматогенной клетки, но неизменно в тесной близости от нее. Плотная цитоплазма сперматогенной клетки часто маскирует клетку-ножку, и ясно видно лишь ее сферическое ядро компактной структуры с равномерно распределенными по всему его объему хромоцентрами. Тем не менее на многочисленных препаратах мы четко наблюдали интактную клетку-ножку. Находясь впереди сперматогенной клетки, клетка-ножка чаще всего входит в образуемое ею глубокое впячивание. Иногда сперматогенная клетка как бы охватывает клетку-ножку почти по всему ее периметру (рис. 4, *а*, *б*).

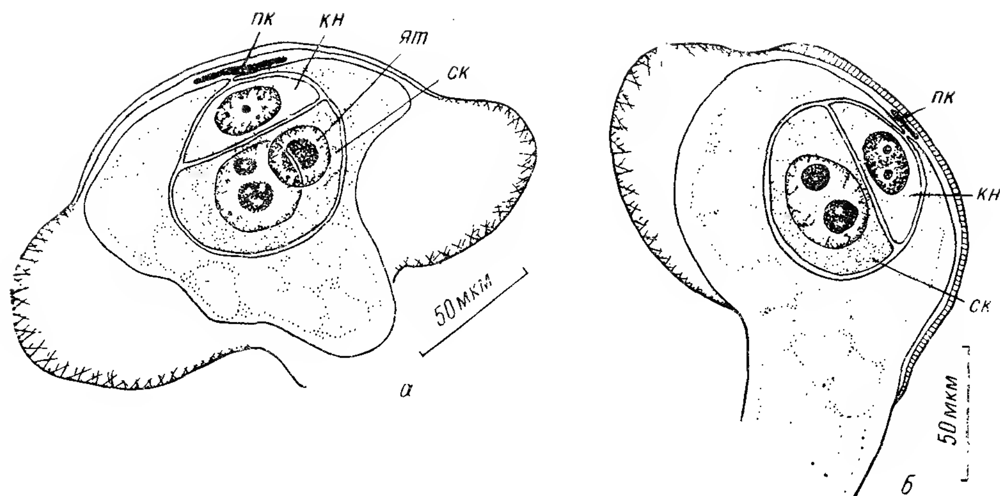


Рис. 2. Начало прорастания пыльцевого зерна.

Клетка-ножка и сперматогенная клетка сохраняют в пыльцевом зерне фиксированное положение. Цитоплазма клетки-ножки отличается более низкой плотностью по сравнению с таковой сперматогенной клетки. а — пыльцевое зерно образовало выпячивание интины, б — более продвинутая стадия роста пыльцевой трубки.

Целостность клетки-ножки сохраняется и после деления ядра сперматогенной клетки и образования спермиев. Для бывшей сперматогенной клетки, в цитоплазму которой заключены образовавшиеся спермии-ядра, Н. Camefort (1978) предложил термин «спермиевая клетка», которым воспользуемся и мы. Клетка-ножка и на этой стадии развития мужского гаметофита как бы входит в глубокую инвагинацию, возникающую на переднем конце спермиевой клетки (рис. 5, *а—в*). Она может быть овальной формы или иметь неправильные очертания и отличаться, как отмечалось выше, высокой степенью вакуолизации. При окраске гематоксилином клетка-ножка представляется оптически пустой

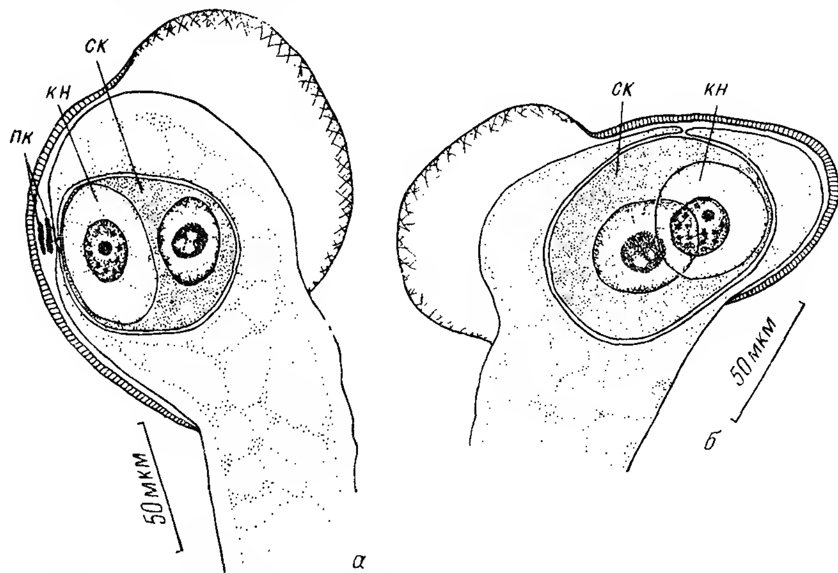


Рис. 3. Начало выхода комплекса клетка-ножка—базальная клетка из пыльцевого зерна в пыльцевую трубку: клетка-ножка значительно вакуолизирована и увеличена в размерах.

а — клетка-ножка овальной формы, *б* — клетка-ножка округлилась.

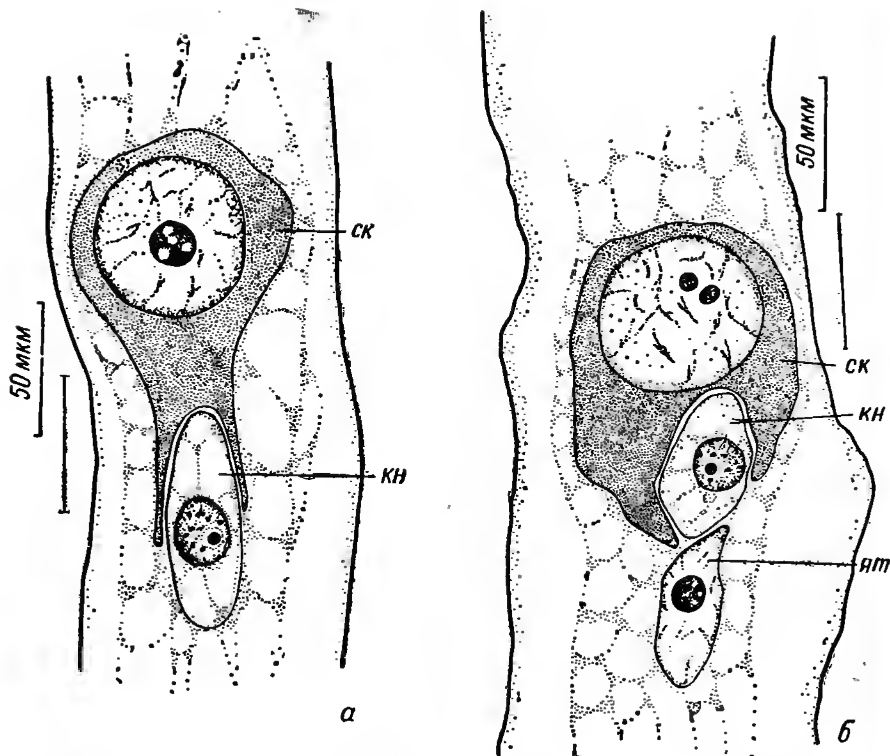


Рис. 4. Клетка-ножка и сперматогенная клетка в пыльцевой трубке.

а — сперматогенная клетка образовала глубокое впячивание, в котором расположена клетка-ножка; *б* — сперматогенная клетка окружает клетку-ножку почти по всему периметру.

и лишь немногочисленные тонкие тяжи цитоплазмы радиально отходят от ра положенного в центре ядра. Описываемая картина цитоплазмы клетки-нож находится в резком контрасте с таковой спермиевой клетки, цитоплазма котор отличается значительной плотностью и окрашивается интенсивно.

Нам не удалось проследить состояние клетки-ножки перед вхождением пыл цевой трубки в архегоний и непосредственно после излияния ее содержимо в яйцеклетку. Во время оплодотворения (контакт спермия с ядром яйцеклетк пикнотическое ядро клетки-ножки вместе с пикнотическим ядром трубки и н функциональным спермием можно видеть в «приемной» вакуоли яйцеклетк

Выше упоминалось, что в литературе по мужскому гаметофиту видов се *Pinaceae* преобладает мнение о быстрой утере клеткой-ножкой ее цитоплазм По наблюдениям E. Strasburger (1892), клетка-ножка лишается цитоплазмы е в пыльцевом зерне и в пыльцевую трубку входит лишь ее ядро. В сводке эмбриологии голосеменных, опубликованной в наши дни, т. е. почти столет спустя после работ Strasburger, о клетке-ножке сказано еще более кратко менее ясно: «Вначале клетка-ножка окружена четко выраженной клеточн стенкой, которая в конце концов (когда именно? — *А. М.*) растворяется, а цитоплазма сливается с таковой клетки трубки» (Singh, 1978 : 80). Между в ряде исследований, выполненных на различных видах сосны (Ferguson, 190 Haydon, 1908; Hirase, 1918; Sethi, 1928; Haupt, 1941: цит. по Sterling, 19 показано, что клетка-ножка сохраняется интактной в течение всего развит пыльцевой трубки. На ели обыкновенной аналогичные результаты полу K. Miyake (1903). Как видно из вышеизложенного, наши данные полностью с гласуются с таковыми упомянутых авторов в том, что клетка-ножка сохраня свою целостность в течение всего роста пыльцевой трубки.

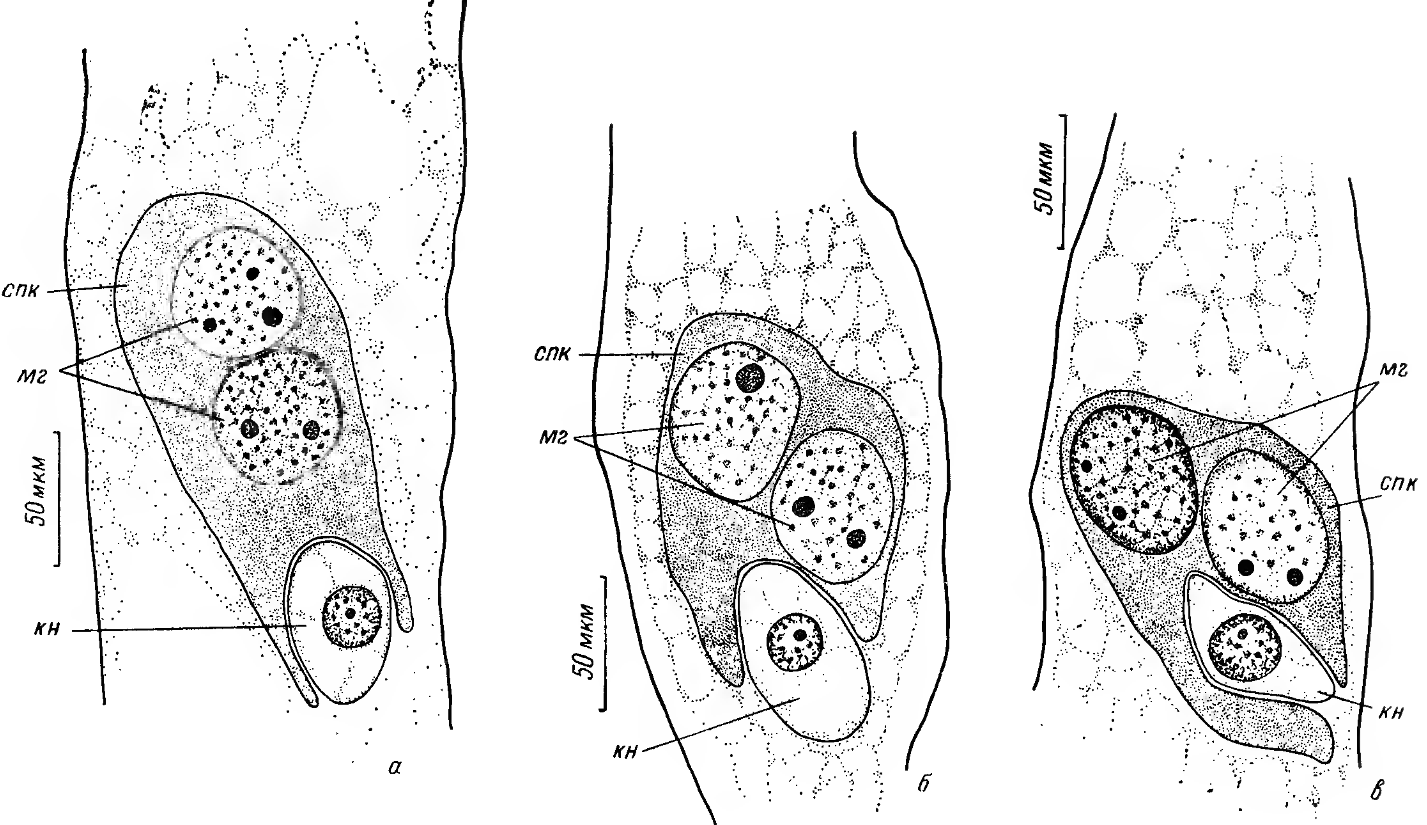


Рис. 5. Спермиевая клетка с мужскими гаметами и клетка-ножка в пыльцевой трубке.

а—в — клетка-ножка в различной степени погружена в углубление, образованное спермиевой клеткой. *спк* — спермиевая клетка, *мг* — мужские гаметы. Остальные обозначения, как на рис. *1—4*.

Вопрос о структурных особенностях клетки-ножки и их изменениях приобретает особый интерес с точки зрения функционального значения, а также в плане оценки эволюционного состояния этого структурного элемента у представителей сем. *Pinaceae* на фоне эволюционных тенденций к редукции мужского гаметофита голосеменных в целом и клетки-ножки в частности.

Известно, что у примитивного представителя голосеменных *Microcycas* клетка-ножка сохранила способность к многократному делению. При каждом из таких делений образуется клетка, которая в свою очередь при делении дает начало мужским гаметам (Downie, 1928: цит. по Sterling, 1963). Иногда клетка-ножка дает начало сперматогенным клеткам и у *Ceratozamia*, а в отношении *Dacrydium* высказано мнение (Young, 1907: цит. по Sterling, 1963), что, вероятно, только случайность определяет, будет ли клетка-ножка сперматогенная или обе станут функционировать в качестве гаметообразующих. За упомянутыми исключениями, клетка-ножка у всех до настоящего времени изученных голосеменных растений является стерильной. Выполняет ли она какую-либо функциональную роль? Это привлекло наше внимание в связи с обсуждавшимся выше вопросом о том, как долго сохраняется интактной клетка-ножка. В связи с последним мы приводили высказывание H. Singh (1978). Аналогичную мысль находим в работе Н. В. Цингер и В. Н. Размологова (1972 : 183): «. . .Плазма этой клетки в процессе онтогенеза пыльцы скоро дегенерирует, так что от клетки остается только ядро: иными словами, эту клетку постигает та же участь, которой подвергаются у многих голосеменных проталлиальные клетки». Исходя из посылки, что клетка-ножка в филогенезе утратила свою фертильность, а в онтогенезе разрушается довольно быстро, цитируемые авторы приходят к выводу, что она «приобретает реликтовый характер» и образуется только в силу филогенетически сложившейся цепи событий при формировании мужского гаметофита. Изложенный взгляд на клетку-ножку исключает всякую мысль о какой-либо функциональной нагрузке этой клетки.

Между тем клетке-ножке у хвойных приписывается определенная роль, в соответствии с которой известный ботаник K. Goebel (1933) назвал ее «дислокатором». О функции клетки-ножки со ссылкой на этого автора А. Л. Тахтаджян (1978 : 328) пишет следующее: «Сперматогенная клетка дает начало двум мужским гаметам. Что же касается стерильной клетки, или клетки-ножки, которая в прошлом также была, вероятно, сперматогенной, то она несет совершенно иную функцию. Перед оплодотворением она набухает и тем самым способствует разрыву как ее самой, так и сперматогенной клетки. Таким образом клетка-ножка способствует высвобождению мужских гамет из их материнской сперматогенной клетки».

Данные, полученные при изучении мужского гаметофита сосны и ели (в их числе и наши), о том, что клетка-ножка сохраняет целостность до конца роста пыльцевой трубки, на наш взгляд, косвенно подтверждают описываемую функцию этой клетки — функцию высвобождения гамет из спермиевой клетки. О том же могут свидетельствовать и многочисленные наблюдавшиеся нами картины неизменно тесного контакта клетки-ножки и сперматогенной, а затем и спермиевой клетки. При такой тесной близости логично допустить, что разрыв клетки-ножки не проходит бесследно для спермиевой клетки. Он, вероятно, является следствием сильной вакуолизации клетки-ножки, наблюдавшейся нами, и, возможно, связан с изменением среды при излиянии содержимого пыльцевой трубки в яйцеклетку. С этими соображениями согласуются данные H. Camefort (1978), полученные при изучении мужского гаметогенеза у *Picea asperata*. H. Camefort наблюдал спермиевую клетку в момент излияния пыльцевой трубки в яйцеклетку и отмечает при этом, что она «входит в цитоплазму яйцеклетки, не теряя своей целостности. Она отделена от женской цитоплазмы двумя мембранами, разделенными межмембранным пространством. Одна из мембран — это несомненно плазмалемма спермиевой клетки» (Camefort, 1978 : 110). Если

спермиевая клетка входит в яйцеклетку интактной, то отсюда следует, что и клетка-ножка, осуществляющая функцию дислокатора, должна сохранять свою целостность вплоть до этого момента.

К сказанному о структурных особенностях клетки-ножки, ее изменениях в процессе формирования мужского гаметофита и ее функциональной роли хотелось бы добавить следующее. У представителей сем. *Pinaceae* клетка-ножка выполняет функцию дислокатора по отношению к гаметам. Последние, как известно, в пределах этого семейства представлены голыми ядрами и, будучи заключены в цитоплазму бывшей сперматогенной клетки, обладают ограниченными возможностями свободного перемещения в пыльцевой трубке. Факт, что клетка-ножка у видов сем. *Pinaceae* функционирует как дислокатор именно по отношению к гаметам, может рассматриваться, по нашему мнению, как примечательная адаптация представителей этого семейства, приобретенная в процессе эволюции и закрепленная генотипически.

Иная ситуация выявлена в сем. *Cupressaceae*. E. Duhoux (1974) изучал развитие мужского гаметофита путем культивирования пыльцы in vitro у *Juniperus communis* и *Cupressus arizonica*. После деления генеративной клетки и образования клетки-ножки и сперматогенной клетки в участке, пограничном с ними, в большинстве случаев происходит быстрый разрыв клетки-ножки. Вслед за этим наблюдалось выталкивание в пыльцевую трубку сперматогенной клетки, а затем содержимого клетки-ножки — ее цитоплазмы и ядра. По мнению автора, разрыв клетки-ножки осуществляется под давлением крупной вакуоли, возникшей в проксимальной части генеративной клетки перед ее делением. На основании изложенных данных создается впечатление, что и в этом случае клетка-ножка играет роль «дислокатора», однако не в отношении гамет, как у видов родов *Pinus* и *Picea*, а в отношении сперматогенной клетки. Напомним, что у видов сем. *Cupressaceae* мужские гаметы представляют собой клетки, которые, в отличие от спермиев-ядер, заключенных в бывшую сперматогенную клетку, как это мы наблюдаем у видов сем. *Pinaceae*, обладают большей свободой перемещения в пыльцевой трубке. Можно предположить, что в данном случае необходимость в их высвобождении отпала. Однако и у видов сем. *Pinaceae*, и у *Cupressaceae* гибель клетки-ножки сопряжена с функцией «дислокатора».

Данные о целостности клетки-ножки, сохраняющейся у представителей сем. *Pinaceae* на протяжении всего периода роста пыльцевой трубки, а также единичные сведения о выполнении ею роли «дислокатора» по отношению к мужским гаметам дают возможность предварительной оценки эволюционного состояния этого структурного элемента конкретно в пределах рассматриваемого семейства. По мнению Цингер и Размологова (1972), цитируемая работа которых представляет детальный анализ эволюции мужского гаметофита голосеменных растений, клетка-ножка приобретает реликтовый характер, а ее участь сходна с таковой проталлиальных клеток. Мы считаем, что по меньшей мере у видов сем. *Pinaceae* судьба клетки-ножки и проталлиальных клеток несколько различна. Прежде всего различаются условия их образования и дальнейшего развития. Проталлиальные клетки возникают одновременно с заложением интины, которая изолирует их от основной части пыльцевого зерна и тем самым лишает их необходимых условий для развития. В отличие от проталлиальных клеток клетка-ножка образуется и развивается в системе пыльцевое зерно—пыльцевая трубка. В результате проталлиальные клетки, которые фактически не несут никаких функций в системе мужского гаметофита, весьма эфемерны и погибают почти сразу после своего образования. Клетка-ножка, напротив, существует в течение относительно длительного периода развития мужского гаметофита и погибает «при исполнении» ею функции «дислокатора». Все эти данные, по нашему мнению, свидетельствуют о том, что в мужском гаметофите представителей сем. *Pinaceae* клетка-ножка в плане эволюционного состояния еще достаточно жизненна. При общей тенденции к ее редукции у голосеменных (Цингер,

Размологов, 1972) в сем. *Pinaceae* этот процесс еще не зашел так далеко, чтобы ее участь можно было уподобить таковой проталлиальных клеток.

К сожалению, как отмечалось выше, наши знания о клетке-ножке голосеменных весьма недостаточны, фрагментарны и часто поверхностны. Еще меньше мы знаем о ее функциональном аспекте. Необходимы детальные исследования этого структурного элемента у различных таксономических групп голосеменных, что позволит выявить конкретные пути эволюционных изменений как клетки-ножки, так и в целом мужского гаметофита в пределах голосеменных растений.

Проведенное светооптическое исследование клетки-ножки мужского гаметофита ели обыкновенной *Picea abies* с момента ее образования и на протяжении всего периода роста пыльцевой трубки показало следующее.

1. Клетка-ножка образуется в результате периклинального деления генеративной клетки, которое происходит до опыления, когда пыльцевые зерна еще находятся в микроспорангии.

2. В момент образования клетка-ножка и сестринская сперматогенная клетка почти одинаковы по размерам и идентичны по структуре цитоплазмы и ядра. Заметные различия между ними проявляются по мере их дальнейшего развития.

3. Развитие клетки-ножки включает ряд последовательных изменений: снижение плотности цитоплазмы; увеличение размеров клетки с началом ее перемещения в направлении к выходу из пыльцевого зерна в пыльцевую трубку, сопровождаемое округлением клетки и ее ядра; усиленная вакуолизация клетки.

4. Клетка-ножка в течение всего развития находится в тесной близости со сперматогенной клеткой, а после деления ее ядра и образования спермиев — со спермиевой клеткой.

5. В течение всего роста пыльцевой трубки клетка-ножка сохраняется интактной.

6. Данные об интактности клетки-ножки на протяжении всего периода роста пыльцевой трубки и ее неизменной близости со сперматогенной, а затем спермиевой клеткой могут служить косвенным подтверждением имеющихся сведений о функциональной роли клетки-ножки в качестве «дислокатора» по отношению к мужским гаметам у представителей сем. *Pinaceae*.

7. Структурная целостность клетки-ножки, обусловленная необходимостью выполнения функции «дислокатора», может рассматриваться как свидетельство эволюционной жизненности данного структурного элемента в системе мужского гаметофита в пределах сем. *Pinaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

Беляев В. И. К учению о пыльцевой трубке голосеменных. Сообщение II. — В кн.: Классики естествознания. Русские классики морфологии растений. М.; Пг., 1923, с. 58—63. — *Козубов Г. М.* Биология плодоношения хвойных на Севере. Л.: Наука, 1974. 134 с. — *Мошкович А. М.* Мужская генеративная сфера ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. Развитие пыльцевого зерна. — В кн.: Эмбриология и анатомия репродуктивных и вегетативных органов семенных растений. Кишинев.: Штиинца, 1986, с. 9—27. — *Мошкович А. М., Чеботарь А. А.* Мужская генеративная сфера ели обыкновенной *Picea abies* (L.) Karst. Пыльцевая трубка, мужской гаметогенез. — Там же, с. 27—52. — *Тахтаджян А. Л.* Подкласс хвойные, или пиниды (*Pinidae*). — В кн.: Жизнь растений. Т. 4. Л.: Просвещение, 197[illegible], с. 317—328. — *Цингер Н. В., Размологов В. П.* Эволюция мужского гаметофита голосеменных. — В кн.: Биохимия и филогения растений. М.: Наука, 1972, с. 163—197. — *Camefort H.* Evolution des structures cytoplasmiques au cours de la gamétogenèse mâle chez le *Picea asperata*. — Soc. Bot. France. Actualités Botaniques, 1978, N 1—2, p. 109—113. — *Duhoux E.* Sur le mode de division de la cellule reproductrice et la libération de ces produits dans les tubes polliniques chez le *Juniperus communis* L. et le *Cupressus arizonica* L. (Cupressacées). — Rev. Générale de Botanique, 1974, t. 81, N 962—964, p. 193—204. — *Goebel K.* Organographie der Pflanzen. — Samenpflanzen, 1933, Bd 10, S. 1979—2078. — *Ferguson M. C.* Contribution to the life-history of *Pinus*, with special reference to sporogenesis, the development of the gametophytes and fertilization. — Proc. Wash. Acad. Sci., 1904, vol. 6, p. 1—202. — *Hutchinson A. H.* On the male gametophyte of *Picea canadensis*. — Bot. Gaz., 1915, vol. [illegible], p. 287—305. — *Konar R. N., Oberoi Y. P.* Recent work on reproductive structures of living

…nifers and taxads — a review. — Bot. Rev., 1969, vol. 35, N 2, p. 89—111. — *Miyake K.* On the development on the sexual organs and fertilization in *Picea excelsa*. — An. Bot. (London), 1903, vol. 17, p. 351—372. — *Owens J. N., Molder M.* Sexual reproduction of white spruce (*Picea glauca*). — Can. J. Bot., 1979, vol. 57, N 2, p. 152—169. — *Owens J. N., Molder M.* Sexual reproduction of Sitka spruce (*Picea sitchensis*).— Can. J. Bot., 1980, vol. 58, N 8, p. 886—901. — *Pollock J. B.* Variations in the pollen grain of *Picea excelsa*. — Amer. Natur., 1906, vol. 40, N 472, p. 253—286. — *Singh H.* Embryology of Gymnosperms. — Handbuch der Pflanzenanatomie. Spezieller Teil, 1978, Bd 10, Tl 2. 302 p. — *Singh H., Owens J. N.* Sexual reproduction of Engelmann spruce (*Picea engelmannii* Parry). — Can. J. Bot., 1981, vol. 59, N 12, p. 2650—2666. — *Sterling C.* Structure of the male gametophyte in Gymnosperms. — Biol. Rev., 1963, vol. 38, N 1, p. 167—203. — *Strasburger E.* Ueber das Verhalten des Pollens und die Befruchtungs vorgänge bei den Gymnospermen. — Hist. Beitr., 1892, Bd 4, S. 1—46. — *Vazart B.* Differentiation des cellules sexuelles et fecondation chez les Phanerogames. — Protoplasmatologia, 1958, t. 7, N 3a. 158 p.

Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 12 II 1987.

SUMMARY

The stalk-cell of the *Picea abies* male gametophyte is formed as a result of generative cell periclinal division which takes place in the pollen before dehiscence. Initially, the stalk-cell and its sister spermatogenous cell are almost equal in their dimensions. They are identical in the cytoplasm density and nuclear structure. Further stalk-cell development includes a number of changes such as the decrease of cytoplasm density, the cell enlargement and vacuolation. During the whole period of pollen tube growth, the stalk-cell remains intact being in close contact with the spermatogenous cell. The possible function of the stalk-cell in male gamete release is discussed.

УДК 581.48 : 631.547.1

М. Г. Николаева

ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН РАСТЕНИЙ ИЗ ПОДКЛАССОВ *MAGNOLIIDAE, RANUNCULIDAE, CARYOPHYLLIDAE* И *HAMAMELIDIDAE*

NIKOLAEVA M. G.
THE CHARACTERS OF SEED GERMINATION OF PLANTS IN THE SUBCLASSES *MAGNOLIIDAE, RANUNCULIDAE, CARYOPHYLLIDAE* AND *HAMAMELIDIDAE*

Проведен анализ типов органического покоя семян различных представителей 4 подклассов двудольных растений по системе А. Л. Тахтаджяна (1987). Показано, что физиологический механизм торможения прорастания, определяющий физиологические и в значительной мере морфофизиологические типы покоя семян, широко распространен в разных таксонах всех 4 подклассов, как самых примитивных, так и эволюционно продвинутых. Однако для большинства представителей подклассов *Magnoliidae* и *Ranunculidae* характерно недоразвитие зародыша, в силу чего семена находятся большей частью в морфофизиологическом покое. Почти у всех растений из подкласса *Hamamelididae* и у всех из подкласса *Caryophyllidae* зародыш вполне развит, а их семенам свойствен физиологический покой разной глубины.

Установление филогенетического родства между отдельными видами либо теми или иными группами видов важно для понимания путей эволюции в царстве растений. Разрабатываемая систематиками классификация базируется на анализе различных особенностей растений. При этом принимается во внимание также и строение плодов и семян. Совершенно очевидно, что должны учитываться и физиологические функции растений. Однако попытки такого анализа пока носят довольно фрагментарный характер. Нет сомнения, что изучение физиологических особенностей различных систематических групп растений надо всячески расширять. Успех работ в этой области может во многом содействовать пониманию естественных эволюционных связей.

Одним из важных направлений физиологических исследований является изучение характера прорастания семян. Многолетнее исследование семян различных видов, проводившееся группой семеноведения в Ботаническом институте АН СССР, и поиски данных в различных литературных источниках при составлении «Справочника по проращиванию покоящихся семян» (Николаева и др., 1985) позволили собрать сведения о биологии прорастания семян более 3000 видов из 8 подклассов двудольных, 3 подклассов однодольных и многих голосеменных растений. Необходимо оговорить, что собранные сведения носят ограниченный характер. Во-первых, они касаются относительно небольшого числа видов в пределах отдельных родов и родов в пределах отдельных семейств. Во-вторых, имеющиеся сведения зачастую недостаточно полно характеризуют биологические особенности семян вида. Причиной этого, с одной стороны, является нередко случайный выбор семенного материала, использованного в опытах (популяционные особенности, степень зрелости, условия и длительность хранения после сбора и т. д.), а с другой — различия в постановке опытов по проращиванию.

Имеющиеся сведения по биологии прорастания семян мы пытались подвергнуть анализу по системе А. Л. Тахтаджяна (1987). Анализировать имеющийся материал приходилось главным образом по крупным таксонам — порядкам, — по возможности выявляя характерные особенности семейств, а в отдельных случаях и родов. Тем не менее в одной статье невозможно обсудить весь имеющийся материал, поэтому здесь рассматриваются данные о семенах представителей первых 4 подклассов двудольных: *Magnoliidae*, *Ranunculidae*, *Caryophyllidae* и *Hamamelididae*.

Были использованы сведения о типе плода и основных чертах строения семени, так как эти особенности во многом определяют его способность к прорастанию. Наряду с этим большое внимание уделялось физиологическим особенностям прорастания семян. Прежде чем переходить к рассмотрению данных о биологии семян разных таксонов, необходимо остановиться на проблеме покоя семян — явлении, чрезвычайно широко распространенном у растений.

Под органическим покоем (в отличие от вынужденного как следствия отсутствия необходимых для прорастания условий) понимается задержка прорастания, связанная с различными свойствами диаспор в широком смысле. В данной статье мы не можем подробно рассматривать природу покоя. Этой проблеме посвящен ряд специальных обзоров (Barton, 1965; Stokes, 1965; Николаева, 1967; Bewley, Black, 1982, и др.). Здесь важно указать, что причины, вызывающие состояние органического покоя семян, различны и соответственно различны условия его преодоления. Наиболее подробная классификация типов покоя, разработанная М. Г. Николаевой (1967, Николаева и др., 1985), помогает разобраться в существующем многообразии. Она приведена в табл. 1 с соответствующими буквенными обозначениями для выделенных типов покоя.

В природе широко распространены типы так называемого экзогенного покоя, когда задержка прорастания зависит от свойств кожуры, а у семян, остающихся после отделения от материнского растения в невскрывающихся плодах, — и от околоплодника. Различают 3 типа экзогенного покоя: физический ($A_ф$) и собственно экзогенные — слабый (A_1) и сильный (A_2).

Причиной физического покоя является водонепроницаемость покровов. Это свойство, или, как его еще называют, твердосемянность, связано с особенностями строения семенной кожуры, реже — околоплодника. Несмотря на то что эти особенности покровов типичны для определенных систематических групп растений, во всяком случае, для определенных видов, твердосемянность проявляется не всегда и в неодинаковой мере. Это во многом зависит от степени зрелости семян. Не вполне зрелые семена многих видов легко набухают, а при высыхании с наступлением зрелости они утрачивают способность набухать. Процент твердых семян сильно варьирует у разных видов и даже у одного в зависимости от условий, в которых формируются семена; он ниже, если это происходит во влажных условиях, и выше у семян, образовавшихся и (или) находящихся после диссеминации при дефиците влаги. Твердые семена не прорастают до тех пор, пока не приобретут способность набухать. В природе это происходит постепенно под влиянием различных внешних факторов, чаще всего под действием прогревания, промораживания семян или пребывания их в условиях резких смен температуры. Можно искусственно стимулировать прорастание твердых семян различными приемами скарификации, т. е. их механической или химической обработки, приводящей к повреждению покровов.

Задержка прорастания может быть вызвана и иными свойствами семенной кожуры и (или) околоплодника. Причины торможения прорастания внешними покровами у набухших семян до настоящего времени изучены мало. Предполагается, что оно может быть связано с механическим препятствием росту зародыша со стороны твердого, одревесневшего околоплодника, с присутствием ингибиторов в покровах, затруднением вымывания ингибиторов из зародыша, дополнительным ухудшением газообмена зародыша, осмотическими явлениями

и, вероятно, еще с некоторыми другими. Торможение прорастания покровами может быть относительно слабым и проявляться только при некоторых условиях ($А_1$), но часто — сильным ($А_2$), весьма ощутимо задерживающим прорастание.

К эндогенным типам покоя относятся случаи задержки прорастания, связанные со свойствами зародыша.

Очень многие виды имеют семена с маленьким зародышем. A. C. Martin (1946) назвал такие зародыши рудиментарными. И. В. Грушвицкий (1961) показал, что развитие зародыша во время созревания семян останавливается у различных растений на разных, иногда самых ранних фазах, а его доразвитие происходит уже после отделения семян от материнского растения и является необходимым условием появления у семян способности к прорастанию. У некоторых видов доразвитие зародыша в семенах при благоприятных для прорастания

ТАБЛИЦА 1

Классификация типов органического покоя семян и их буквенные обозначения

Типы эндогенного покоя	Типы экзогенного покоя		
	собственно экзогенные		физический
	$А_1$ (слабый)	$А_2$ (сильный)	$А_ф$
	Типы комбинированного покоя		
Б — морфологический	$А_1$—Б	$А_2$—Б	$А_ф$—Б
Физиологические:			
$В_1$ неглубокий	$А_1$—$В_1$	$А_2$—$В_1$	$А_ф$—$В_1$
$В_2$ промежуточный	$А_1$—$В_2$	$А_2$—$В_2$	$А_ф$—$В_2$
$В_3$ глубокий	$А_1$—$В_3$	$А_2$—$В_3$	$А_ф$—$В_3$
Морфофизиологические простые:			
Б—$В_1$ неглубокий	$А_1$—Б—$В_1$	$А_2$—Б—$В_1$	$А_ф$—Б—$В_1$
Б—$В_2$ промежуточный	$А_1$—Б—$В_2$	$А_2$—Б—$В_2$	$А_ф$—Б—$В_2$
Б—$В_3$ глубокий	$А_1$—Б—$В_3$	$А_2$—Б—$В_3$	$А_ф$—Б—$В_3$
Б—$В_3^э$ глубокий эпикотильный	$А_1$—Б—$В_3^э$	$А_2$—Б—$В_3^э$	$А_ф$—Б—$В_3^э$
Б—$В_3^д$ глубокий двойной	$А_1$—Б—$В_3^д$	$А_2$—Б—$В_3^д$	$А_ф$—Б—$В_3^д$
Морфофизиологические сложные:			
БВ—$В_1$ неглубокий	$А_1$—БВ—$В_1$	$А_2$—БВ—$В_1$	$А_ф$—БВ—$В_1$
БВ—$В_2$ промежуточный	$А_1$—БВ—$В_2$	$А_2$—БВ—$В_2$	$А_ф$—БВ—$В_2$
БВ—$В_3$ глубокий	$А_1$—БВ—$В_3$	$А_2$—БВ—$В_3$	$А_ф$—БВ—$В_3$

условиях происходит, вероятно, довольно быстро и не влияет существенно на темпы прорастания. Но у многих растений семена с недоразвитым зародышем прорастают с большей или меньшей задержкой, так как процесс предварительного доразвития зародыша происходит медленно. Время, необходимое для завершения этого процесса, определяет длительность так называемого морфологического покоя (Б). Процесс доразвития зародыша обычно протекает в набухших семенах в тепле (15—30 °С), т. е. под влиянием теплой стратификации. У многих видов обработка семян гиббереллиновой кислотой ($ГК_3$) стимулирует процесс доразвития зародышей.

Весьма широко распространены различные по глубине типы физиологического покоя семян (В). Они вызываются особым физиологическим состоянием зародыша — его пониженной ростовой активностью. Это наиболее отчетливо проявляется у интактных семян, т. е. в условиях затрудненного газообмена, вызванного присутствием покрова, непосредственно его окружающего, — эндоспермальной ткани или семенной кожуры в случае отсутствия эндосперма. Надо иметь в виду, что у всех семян покровы затрудняют поступление кислорода к зародышу. Однако у семян, не находящихся в покое, зародыш легко преодоле-

вает некоторый дефицит кислорода, и семена при благоприятных условиях успешно прорастают. Между тем при физиологическом покое зародыш не может преодолеть этого тормозящего действия покровных тканей. Таким образом, физиологический покой семян обусловлен двойной причиной (состоянием пониженной ростовой активности зародыша и пониженной газопроницаемостью покрова, непосредственно его окружающего), которую мы называем физиологическим механизмом торможения (ФМТ). Причина сниженной ростовой активности зародыша неясна и является предметом специальных исследований. Степень снижения ее различна у разных растений, и это определяет глубину покоя семян.

У семян с неглубоким физиологическим покоем (B_1) активность зародыша снижена незначительно (слабый ФМТ): зародыш не может преодолеть тормозящего действия покрова, в который он заключен, однако удаление или хотя бы повреждение этого покрова обеспечивает успешный рост зародыша. Такой покой семян довольно легко нарушается под действием разных факторов: сухого хранения, кратковременного прогревания или, напротив, кратковременной холодной стратификации (выдерживания набухших семян при пониженной положительной температуре), проращивания при определенных световых или температурных условиях, в частности при меняющемся в течение суток температурном режиме. Неглубокий физиологический покой удается легко преодолеть у многих видов обработкой семян растворами физиологически активных веществ (гиббереллинов, цитокининов и некоторых других).

При глубоком физиологическом покое (B_3) ФМТ сильный: зародыши, извлеченные из семян, хотя и трогаются в рост, но очень медленно, при этом большей частью образуют ненормальные проростки. Пониженная ростовая активность зародыша глубокопокоящихся семян связана обычно с его осью, особенно с ее нижней частью — корнем. Семядоли изолированных зародышей большей частью зеленеют и растут. Интактные же семена приобретают способность прорастать, как правило, только под влиянием длительной холодной стратификации (при температурах в пределах 1—8 °С), а в естественных условиях — после действия осенне-весенних холодов.

Между этими двумя типами физиологического покоя резкой границы нет. В природе нередко встречаются виды с промежуточным по глубине типом покоя семян (B_2).

Весьма часто наблюдается сочетание недоразвития зародыша и ФМТ, т. е. морфофизиологический покой простой или сложный. В первом случае (Б—В) семена должны подвергнуться 2-этапной стратификации: сначала в тепле, где происходит доразвитие зародыша, а затем на холоде для устранения физиологического механизма торможения прорастания. Однако обнаружено много видов, у которых не только прорастание, но и процесс предварительного доразвития зародыша, по-видимому, находятся под контролем ФМТ. У таких семян доразвитие зародыша происходит так же, как и нарушение физиологического покоя, под влиянием пониженной температуры (сложный морфофизиологический покой БВ—В). У некоторых растений наблюдаются особые типы морфофизиологического покоя, так называемые эпикотильный (Б—$B_3^э$) и двойной (Б—$B_3^д$). При эпикотильном покое семена также выходят из него под влиянием 2-этапной стратификации, но в покое у них находится только эпикотиль. Во время теплого этапа происходит доразвитие зародыша и семена прорастают, т. е. начинает расти корень. Эпикотиль же получает способность расти только после того, как проросшие семена подвергнутся действию пониженной температуры. При двойном покое заторможен рост как корня, так и эпикотиля. Для нарушения такого покоя необходима 4-этапная стратификация: в тепле происходит доразвитие зародыша, после чего семена должны подвергнуться действию холодной стратификации для того, чтобы корень получил способность расти; в течение второго периода пребывания в тепле он достигает достаточной степени развития и тогда необходим второй период холода, после которого трогается в рост побег.

В естественных условиях такие семена выходят из покоя (т. е. дают нормальные проростки) только через две зимы, поэтому их иногда называют двулетними.

В природе наряду с описанными типами покоя широко распространен комбинированный покой, когда задержка прорастания вызывается различными сочетаниями экзогенных и эндогенных причин. Типы комбинированного покоя весьма многообразны, и их наиболее удобно обозначать формулами (табл. 1).

В табл. 2 и 3 сообщаются данные о типе плода и особенностях строения семени, а также формулы покоя семян, свойственные представителям различных семейств 4 рассматриваемых подклассов.

Подкласс А. *Magnoliidae* охватывает 44 семейства, объединенных в 18 порядков и 5 надпорядков. Мы располагаем сведениями о семенах различных видов из 16 родов, относящихся к 11 семействам из 10 порядков (табл. 2). Следует отметить отсутствие единообразия в типах плода у разных семейств и даже у разных родов в пределах одного семейства: многолистовка, многоорешек, многокостянка, ягода и даже коробочка, как например у видов рода *Asarum* (сем. *Aristolochiaceae*). Вместе с тем для представителей большинства семейств характерны семена с маленьким недифференцированным зародышем и массивным эндоспермом. Однако и в строении семени имеются исключения. Так, в надпорядке *Magnolianae* растения из сем. *Lauraceae* (роды *Laurus*, *Lindera*, *Sassafras*, *Umbellularia*) и из сем. *Calycanthaceae* (род *Calycanthus*), выделенные в порядок 7. *Laurales*, образуют семена с крупным зародышем, а эндосперм у них отсутствует или сильно редуцирован. Такие семена имеет *Nelumbo nucifera*, единственный представитель сем. *Nelumbonaceae*, выделенного в особый надпорядок. Для сем. *Nymphaeaceae* (надпорядок *Nymphaeanae*) для родов *Nuphar* и *Nymphaea* специфично то, что запасающая ткань представляет собой перисперм, а эндосперм сильно редуцирован.

Особенности строения плодов и семян во многом определяют способность к прорастанию. Немалое значение, однако, имеют и условия произрастания растений тех или иных таксонов. Прежде всего обращает на себя внимание то, что семена большинства исследованных видов этого подкласса находятся в покое, который контролируется ФМТ разной силы. Физиологический покой от неглубокого до глубокого характерен для семян видов из порядка 7. *Laurales*. У большинства видов, семена которых содержат маленький зародыш, наблюдается морфофизиологический покой также разной глубины. У одних растений, например видов родов *Magnolia*, *Liriodendron* (сем. *Magnoliaceae*), *Asimina* (сем. *Annonaceae*) и *Saururus* (сем. *Saururaceae*), он сложный (БВ—$В_3$ и БВ—$В_2$), т. е. холодная стратификация необходима не только для появления способности к прорастанию семян, но и для предварительного доразвития зародыша. У ряда растений, например *Schisandra* (сем. *Schisandraceae*), *Asarum* (сем. *Aristolochiaceae*) и некоторых других, семена находятся в простом морфофизиологическом покое (Б—В): доразвитие зародыша происходит в обычных условиях в тепле и только торможение прорастания устраняется в процессе холодной стратификации. Выявить зависимость силы действия ФМТ от систематического положения растений в подклассе *Magnoliidae* не удается. Следует лишь отметить, что ФМТ отсутствует у тропического рода *Annona*, отсутствует или слабо выражен у представителей семейств *Nymphaeaceae*, *Nelumbonaceae*, *Rafflesiaceae* и *Balanophoraceae*.

Виды, входящие в 2 последних семейства, относятся к паразитам. Доразвитие зародыша у них не является необходимым условием возникновения у семян способности к прорастанию. Они находятся в своеобразном вынужденном покое и приобретают способность прорастать, только вступая в контакт с корнями растения-хозяина или выделениями из них. Зародыш начинает развиваться уже после прорастания семян специфическим для многих паразитных растений путем (Терехин, 1977).

Семена *Nelumbo nucifera* заключены в твердый водонепроницаемый около-

Характеристика плодов в семействах подклассов *Magnoliidae* и *Ranunculidae*

Надпорядок и № порядка	Семейство и род	Число родов в семействе	Имеются данные для числа: родов	Имеются данные для числа: видов	Плод: тип	Плод: вскрывание	Семян: зародыш	Семян: эндосперм	Семян: перисперм	Семян: кожура	Тип покоя
Подкласс A. *Magnoliidae*											
Magnolianae											
1.	*Magnoliaceae*	14	2	7	Многолистовка, орешек, многоорешек	НВ, В	М	+	—	С саркотестой	БВ—$В_3$, $А_2$—БВ—$В_2$
3.	*Annonaceae*	130	2	5	Сочная листовка	НВ	М, ДК	+	—		Б, $А_ф$—БВ—$В_3$
5.	*Schisandraceae*	2	1	1	Сочная многолистовка	НВ	М	+			Б—$В_{1,3}$
7.	*Lauraceae*	40	3	3	Ягода	НВ	К	—, +	—		$А_2$—$В_{1,3}$
	Calycanthaceae	3	1	2	Многоорешек	НВ	К (ИЗ)	—	—		(А?)—$В_2$
10.	*Saururaceae*	5	1	1	Ягода		М	+	[illegible]		БВ—$В_2$
11.	*Aristolochiaceae*	12	1	2	Коробочка	В	М	+	—		Б—$В_2$, Б—$В_3^?$
Rafflesianae											
13.	*Rafflesiaceae*	3	1	1	Ягода (?)		М	+			Органического покоя нет. Необходим контакт с корнями растения-хозяина
14.	*Balanophoraceae*	3	1	1	Пиренарий		М	+	[illegible]		
Nymphaeanae											
16.	*Nymphaeaceae*	5	2	4	Ягода	В	М	+	+	С ариллусом	Б, Б—$В_1$
Nelumbonanae											
18.	*Nelumbonaceae*	1	1	1	Многоорешек	НВ	К	+	—		$А_ф$

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Надпорядок и № порядка	Семейство и род	Число родов в семействе	Имеются данные для числа		Плод		Семя				Тип покоя
			родов	видов	тип	вскрывание	зародыш	эндосперм	перисперм	кожура	
					Подкласс B. *Ranunculidae*						
Ranunculanae 19.	*Menispermaceae*	67	1	1	Костянка	НВ	ДК (ИЗ)	+	—	Тонкая	$А_2$?—БВ—$В_3$
	Berberidaceae	14	3	4	Коробочка (вскрывается до созревания семян)	В	М, ДК	+	—	Твердая	БВ—$В_3$, Б—$В_3^{д}$
	род *Berberis*		1	18	Ягода		ДК, К	+	—	Двуслойная	$А_2$, $А_2$—$В_{1,2}$, $А_2$—Б—$В_3$, Б—$В_3^{э}$
	Ranunculaceae	66	22	102	Многолистовка, листовка, многоорешек	В, НВ	М, ДК	+	—		Нет, Б, $А_2$—Б—$В_1$, Б—$В_{1-3}$, БВ—$В_{1-3}$, Б—$В_3^{э}$
21.	*Paeoniaceae*	1	1	10	Многолистовка, листовка	В	М	+	—	Плотная с ариллусом	БВ—$В_3$, Б—$В_2$, Б—$В_3^{э}$
22.	*Papaveraceae*	24	6	9	Коробочка, стручковидная коробочка	В	М	+	—		Нет, БВ—$В_3$, Б—$В_{1-2}$, Б—$В_3^{д}$
	Fumariaceae	17	2	7	Орешек, коробочка	НВ, В	М	+	—		БВ—$В_3$, Б—$В_3$, Б—$В_3^{э}$

Примечание. Обозначения в табл. 2 и 3: В — вскрывающиеся плоды, НВ — невскрывающиеся; М — маленький зародыш, ДК — довольно крупный, К — крупный, (ИЗ) — изогнутый дуго-, кольцеобразно или спирально. Типы покоя — см. табл. 1.

плодник, т. е. находятся в физическом покое ($А_ф$). Это обстоятельство, кстати, позволяет семенам длительное время сохранять жизнеспособность. Невскрывающиеся плоды характерны и для ряда других представителей рассматриваемого подкласса. Присутствие одревесневшего околоплодника вызывает сильную дополнительную задержку прорастания семян в сем. *Magnoliaceae* у *Liriodendron tulipifera* ($А_2$—БВ—$В_2$) и у видов из сем. *Lauraceae* ($А_2$—$В_{1,\ 3}$).

В общем наиболее типичным для семян растений подкласса *Magnoliidae* является морфофизиологический покой разной глубины, простой (Б—В) или сложный (БВ—В), нередко осложненный тормозящим действием околоплодника ($А_ф$, $А_2$).

В подкласс В. *Ranunculidae* в настоящее время входит 13 семейств, объединенных в 4 порядка (надпорядок *Ranunculanae*) и охватывающих около 170 родов. Один из этих порядков, содержащий монотипное семейство *Paeoniaceae*, был перенесен Тахтаджяном (1987) из подкласса *Dilleniidae* в подкласс *Ranunculidae*, что вполне справедливо, во всяком случае, с точки зрения строения семени и плода.

В нашем распоряжении имеются сведения о биологии семян представителей 6 семейств из 3 порядков. Более полно эти данные охватывают порядок 19. *Ranunculales* (3 семейства, 27 родов) и порядок 21. *Paeoniales* (10 видов рода *Paeonia*). Кроме того, имеются некоторые сведения для порядка 22. *Papaverales*, точнее, для 6 родов из сем. *Papaveraceae* и 2 — из сем. *Fumariaceae* (табл. 2).

Тип плода в этом подклассе, так же как и у Магнолиид, различен у разных семейств, а иногда и в пределах одного семейства. Так, в обширном семействе *Ranunculaceae* мы видим плоды 3 типов: у большинства родов (*Aconitum*, *Aquilegia*, *Caltha*, *Cimicifuga*, *Delphinium*, *Helleborus*, *Nigella*, *Trollius* и ряда других) вскрывающиеся плоды типа многолистовки или листовки. Но многим родам как в подсем. *Ranunculoideae*, так и в подсем. *Thalictroideae* свойствен плод типа орешка (*Adonis*, *Anemone*, *Clematis*, *Hepatica*, *Myosurus*, *Pulsatilla*, *Ranunculus*, *Thalictrum*). Для родов *Chelidonium*, *Dendromecon*, *Eschscholzia*, *Meconopsis*, *Papaver*, *Sanguinaria* из сем. *Papaveraceae* и видов рода *Corydalis* из сем. *Fumariaceae* характерен плод типа коробочки или стручковидной коробочки, хотя у некоторых видов рода *Fumaria* — плод-орешек. Различаются плоды в сем. *Berberidaceae*: у растений из родов *Leontice* и *Gymnospermum* — плод-коробочка, легко вскрывающийся при созревании и даже до наступления зрелости, а у видов *Berberis* — плод-ягода, у которой после опадания мякоть быстро разрушается, освобождая семена.

Для семян всего подкласса *Ranunculidae* типичными являются маленький недифференцированный зародыш и массивный эндосперм, хотя у видов *Menispermum* (сем. *Menispermaceae*), *Berberis* (сем. *Berberidaceae*), а также *Nigella* и некоторых представителей родов *Anemone* и *Aconitum* (сем. *Ranunculaceae*) зародыш достигает довольно значительной величины и степени дифференциации. Но при этом у семян сохраняется обильный эндосперм и нет уверенности, что их зародыш достиг полного развития. Во всяком случае, для выведения семян растений этих родов из состояния покоя большей частью необходима двухэтапная стратификация.

Недоразвитие зародыша ряда представителей подкласса *Ranunculidae* обусловливает морфологический покой семян, а у большинства из них — морфофизиологический покой простой или сложный. Глубина морфофизиологического покоя варьирует у разных родов и даже в пределах одного рода, хотя, как правило, он неглубок. К числу видов с глубоким морфофизиологическим покоем семян относятся представители родов *Caulophyllum* и *Gymnospermum* (сем. *Berberidaceae*), все 11 исследованных видов рода *Trollius*, 8 видов рода *Clematis* и некоторые другие. Некоторые виды рода *Berberis* образуют семена с крупным зародышем, для них характерен физиологический покой. Присутствие околоплодника и особенности строения кожуры в большинстве случаев существенно

не влияют на характер покоя семян. Исключение представляют виды родов *Berberis* и *Adonis*. У первых внешняя часть кожуры, не срастаясь с тонкой внутренней ее частью, оказывает на прорастание весьма ощутимое тормозящее действие. Виды *Adonis* являются раноцветущими и образуют семена в начале лета. Имеется много указаний, что раносозревающие семена разных видов не имеют сильного ФМТ и быстро прорастают. Однако у видов рода *Adonis* одревесневший околоплодник заметно тормозит прорастание ($А_2$—Б—$В_1$).

Заслуживает внимания тот факт, что у ряда видов двух рассмотренных подклассов наблюдаются особенно усложненные типы покоя семян, когда ФМТ контролирует только рост эпикотиля (эпикотильный покой, Б—$В_3^а$) или отдельно — сначала рост корня, а затем рост эпикотиля (двойной покой, Б—$В_3^д$). Среди них можно назвать в сем. *Aristolochiaceae* — *Asarum canadense*, в сем. *Ranunculaceae* — *Anemone altaica*, *A. coerulea*, *Hepatica acutifolia*, *Cimicifuga racemosa*, в сем. *Berberidaceae* — виды рода *Caulophyllum* и *Berberis repens*, в сем. *Papaveraceae* — *Sanguinaria canadensis* и некоторые другие.

Значительной ветвью эволюционного дерева двудольных является подкласс *Caryophyllidae*, который производится от подкласса *Ranunculidae*. Он состоит из 3 надпорядков, содержащих по одному порядку. В него входит 19 семейств, около 400 родов и свыше 7500 видов. Наиболее обширен порядок 23. *Caryophyllales*; менее крупные порядки 24. *Polygonales* и 25. *Plumbaginales*, состоящие каждый из одного семейства. Мы располагаем данными о семенах некоторых видов из 41 рода, принадлежащего 7 семействам из порядка 23. *Caryophyllales*, и из 6 родов, относящихся к семействам *Polygonaceae* и *Plumbaginaceae*, — порядки 24. и 25. (табл. 3).

У растений из семейств *Phytolaccaceae* (роды *Phytolacca*, *Rivina*) и *Cactaceae* (роды *Cereus*, *Rhipsalis*) плоды типа многоорешка или ягоды. Между тем в сем. *Portulacaceae* (роды *Claytonia*, *Portulaca*, *Talinum*), сем. *Amaranthaceae* (роды *Amaranthus*, *Celosia*) и у многочисленных представителей сем. *Caryophyllaceae* большей частью образуются вскрывающиеся плоды типа коробочки. У последних исключение представляют только виды рода *Corrigiola* (плод-орешек) и *Cucubalus* (плод-сухая ягода). Имеются указания, что соплодия у видов *Beta* из сем. *Chenopodiaceae* состоят из коробочек. У остальных представителей этого многочисленного семейства, так же как и у семейств *Polygonaceae* (роды *Calligonum*, *Fagopyrum*, *Polygonum*, *Rumex*) и *Plumbaginaceae* (род *Psylliostachys*), плоды сухие, ореховидные, большей частью с тонким легко разрушающимся околоплодником, часто окруженным околоцветником.

Типичными для подкласса являются крупный так или иначе изогнутый зародыш, во-первых, и более или менее развитый перисперм, во-вторых. У большинства видов зародыш изогнут дугообразно. Но у исследованных представителей сем. *Amaranthaceae* (роды *Amaranthus*, *Celosia*) и некоторых родов из сем. *Chenopodiaceae* подсем. *Chenopodioideae* (роды *Aellenia*, *Eurotia*, *Spinacia*, отдельные виды *Chenopodium*) зародыш изогнут кольцеобразно; для подсем. *Salsoloideae* (роды *Suaeda* и *Salsola*) характерен зародыш, свернутый спиралью. Напротив, для видов из сем. *Polygonaceae* и *Plumbaginaceae* обычен зародыш совсем прямой или только с изогнутыми семядолями. Исключение в этих семействах представляют виды рода *Rumex*, в семенах которых зародыш изогнут дугообразно.

Согласно имеющимся данным, перисперм отсутствует у видов *Rivina* (сем. *Phytolaccaceae*), *Cereus* (сем. *Cactaceae*) и *Cerastium* (сем. *Caryophyllaceae*). У семян этих видов дугообразно изогнутый зародыш заключен в эндосперм. Имеется указание, что у видов родов *Saponaria* и *Silene* массивный эндосперм окружен дугообразно изогнутым зародышем. Не исключено, однако, что и в этих случаях мы также имеем дело не с эндоспермом, а с периспермом. Перисперма нет у представителей родов *Chenopodium*, *Corispermum*, 2 родов из подсем. *Salsoloideae*, а также у видов из сем. *Plumbaginaceae* и *Polygonaceae*.

ТАБЛИЦА [illegible]

Характеристика плодов и семян в семействах подклассов *Caryophyllidae* и *Hamamelididae*

Надпорядок и № порядка	Семейство и подсемейство	Число родов в семействе	Имеются данные для числа: родов	Имеются данные для числа: видов	Плод: тип	Плод: вскрывание	Семя: зародыш	Семя: эндосперм	Семя: перисперм	Семя: кожура	Тип покоя
					Подкласс С. *Caryophyllidae*						
Caryophyllanae 23.	*Phytolaccaceae*	16	2	2	Ягода	НВ	К (ИЗ)	—, +	—, +		B_2, $A_ф$—B_2
	Cactaceae	~105	2	2			К (ИЗ)	±	—, +	Тонкая	$B_{1,3}$
	Tetragoniaceae	1	1	~	Пиренарий	НВ	К (ИЗ)	—	+		$B_{1,2}$
	Portulacaceae	30	3	4	Коробочка	В	К (ИЗ)	—	+	Плотная	B_1, $A_ф$—B_1
	Caryophyllaceae	80	21	45	Коробочка, иногда орешек, или сухая ягода	НВ, В	К (ИЗ)	—, +	—, +		Нет, B_{1-3}
	Amaranthaceae	65	2	6	Коробочка	В	К (ИЗ)	+?	+	Плотная	B_1
	Chenopodiaceae	105	10	27							
	подсем. *Chenopodioideae*		8	23	Орешек	НВ	К (ИЗ)	+, +	—, +	Тонкая срослась с околоплодником	$A_{1,2}$, B_{1-3}, $A_{1,2}$—B_{1-3}
	подсем. *Salsoloideae*		2	4	Пленчатый	НВ	К (ИЗ)	—, ±	+	То же	Нет, B_1
Polygonanae 24.	*Polygonaceae*	30—35	4	23	Орех	НВ	ДК (ИЗ), К	+	—		B_{1-3}, $A_{1,2}$—B_{1-3}
Plumbagnanae 25.	*Plumbaginaceae*	22	2	5	Сухой	В	К	±	—		Нет, B_1

ТАБЛИЦА 3 (*продолжение*)

Надпорядок и № порядка	Семейство и подсемейство	Число родов в семействе	Имеются данные для числа		Плод		Семя				Тип покоя
			родов	видов	тип	вскрывание	зародыш	эндосперм	перисперм	кожура	
					Подкласс *D. Hamamelididae*						
Eucommianae											
29.	*Eucommiaceae*	1	1	1	Крылатка	НВ	К	+	—	Тонкая	B_3
Hamamelidanae											
30.	*Hamamelidaceae*	26	3	3	Коробочки, иногда сросшиеся в соплодие	В	К	+	—	Толстая	B_{1-3}, $A_ф$—B_3
30.	*Platanaceae*	1	1	3	Многоорешек, многолистовка	НВ	К	±	—		Нет, B_1, A_2 (?)—B_3
31.	*Daphniphyllaceae*	1	1	1	Пиренарий	НВ	М	+	+		БВ—B_2
37.	*Casuarinaceae*	1	1	3	Крылатка	НВ	К	—	—	Срослась с околоплодником	B_1
38.	*Fagaceae*	8	4	32	Орех, желудь	НВ	К	—	—		Нет, B_{1-3}, A_2—B_3
39.	*Betulaceae*	6	5	42	Орех, часто крылатый	НВ	К	—	—		Нет, A_2, B_{1-3}, A_2—$B_{2, 3}$
Juglandanae											
40.	*Myricaceae*	3	2	4	Пиренарий	НВ	К	—	—		A_2, A_2—$B_{1, 3}$
42.	*Juglandaceae*	7	2	19	Орех костянковидный	НВ	К	—	—	Тонкая	A_2, A_2—B_{1-3}

Большинство представителей подкласса *Caryophyllidae* характеризуется неглубоким физиологическим покоем семян. Глубокий физиологический покой обнаружен лишь у семян видов *Rhipsalis* (сем. *Cactaceae*), *Dianthus* (сем. *Caryophyllaceae*), *Corispermum* (сем. *Chenopodiaceae*). У родов *Atriplex*, *Gypsophila*, *Silene*, *Polygonum* глубина покоя варьирует в зависимости от вида. Имеется довольно много сведений о том, что с помощью $ГК_3$ удается стимулировать прорастание покоящихся семян у видов из разных семейств этого подкласса. У некоторых представителей сем. *Chenopodiaceae* (родов *Beta*, *Aellenia*, *Grayia*) и многих видов сем. *Polygonaceae*, семена которых исследовались, наряду с физиологическим покоем большее или меньшее тормозящее действие оказывает околоплодник, т. е. семена характеризуются комбинированным покоем ($A_{1,2}$—B_{1-3}). У видов *Phytolacca*, *Portulaca*, *Talinum* физиологический покой семян осложнен водонепроницаемостью семенной кожуры ($A_ф$—$B_{1,2}$).

Следует отметить, что у многих представителей рассматриваемого подкласса наблюдаются гетерокарпия и гетероспермия: варьируют цвет, размер и некоторые другие особенности плодов и заключенных в них семян (*Aellenia*, *Chenopodium*, *Portulaca*, *Suaeda* и ряд других). Соответственно варьирует и глубина покоя семян разных фракций.

Подкласс *Hamamelididae* производят от подкласса *Magnoliidae*. В этой ветви родословного древа наблюдаются специализация цветка и переход к анемофилии. В подкласс входит 22 семейства (17 порядков в 4 надпорядках). Сведения о семенах имеются для 20 родов из 9 семейств, относящихся к 8 порядкам из 3 надпорядков (табл. 3).

В пределах первых, более примитивных порядков (29.—31.) тип плода варьирует довольно значительно: для рода *Eucommia* (сем. *Eucommiaceae*) характерен плод-крылатка, для рода *Daphniphyllum* — пиренарий, а для родов *Hamamelis*, *Liquidambar*, *Sycopsis* (сем. *Hamamelidaceae*) типична вскрывающаяся коробочка. У видов *Liquidambar* она образована кожистым внешним и ороговевшим внутренним слоями. Виды *Platanus* (сем. *Platanaceae*) образуют плоды типа многоорешка или многолистовки. Между тем для более высокостоящих порядков (37.—40., 42.) тип плода более однороден. Для большинства исследованных видов из этих порядков характерны невскрывающиеся односемянные плоды, представляющие собой разновидности ореха простого или крылатого; при этом у видов из сем. *Fagaceae* плоды заключены в плюску.

Типичной особенностью большинства представителей подкласса является крупный прямой зародыш. Эндосперм довольно массивный у видов родов *Eucommia*, *Hamamelis* и *Sycopsis*. Между тем у видов рода *Platanus* он редуцирован до тонкого слоя, у остальных, более продвинутых представителей подкласса (семейства *Casuarinaceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Myricaceae*, *Juglandaceae*) эндосперм отсутствует, а запасные вещества откладываются в семядолях.

У многих видов из рассматриваемого подкласса семена легко прорастают или находятся в неглубоком физиологическом покое. Однако в пределах почти всех семейств и даже в пределах отдельных родов этих семейств имеются виды, семена которых характеризуются промежуточным или глубоким физиологическим покоем. Семенам многих растений из самых различных семейств свойствен экзогенный (A_2) или комбинированный покой, когда задержка прорастания усиливается присутствием покровов (A_1—B_{1-3} и $A_ф$—B_3). Исключениями в подклассе *Hamamelididae* является несколько монотипных тропических семейств: два, выделенные в порядок 26. *Trochodendrales*, *Eupteleaceae* (порядок 25.), *Daphniphyllaceae* (порядок 31.) и *Myrothamnaceae* (порядок 34.), для семян которых характерно сильное недоразвитие зародыша (Тахтаджян, 1987).

Различия в глубине покоя семян во многом определяются условиями современного обитания видов и особенностями их фенологии. У видов рода *Casuarina* неглубокий физиологический покой естественно объясняется их произрастанием в теплых областях. Но такой покой нередко наблюдается и у растений,

обитающих в областях умеренного климата. Любопытный пример приспособления к таким условиям являют семена видов рода *Betula*, покой которых неглубок. Свежесобранные семена берез способны прорастать только под влиянием освещения (в условиях длинного дня) или при температуре не ниже 25 °С. Поэтому они не могут прорасти осенью при коротком дне и низкой температуре. В процессе хранения в сухом состоянии или под действием холодной стратификации семена берез выходят из покоя и приобретают способность прорастать в широком диапазоне условий температуры и освещения.

Несмотря на тропическое происхождение *Daphniphyllum glaucescens* (Юго-Восточная Азия), семена растений, интродуцированных в Белоруссии, характеризуются сложным морфофизиологическим покоем и нуждаются в 1.5—2-месячной холодной стратификации (БВ—B_2).

Подведем некоторые итоги и попытаемся представить себе, в какой мере особенности прорастания семян связаны с систематическим положением растений в рассмотренных выше 4 подклассах двудольных.

Прежде всего обращает на себя внимание тот факт, что ФМТ прорастания семян широко распространен в самых разных таксонах 4 подклассов как у самых примитивных, так и эволюционно продвинутых. При этом сила действия ФМТ варьирует у разных видов не только в пределах семейства, рода, но и в разных популяциях одного вида.

Торможение прорастания семян часто вызвано теми или иными структурными особенностями плодов и заключенных в них семян. Такое торможение прорастания нередко сочетается с действием ФМТ (типы морфофизиологического и комбинированного покоя).

У представителей отдельных родов из разных семейств всех подклассов большее или меньшее тормозящее действие оказывают околоплодник (в случае невскрывающихся плодов) и (или) семенная кожура. Задержка прорастания может явиться следствием водонепроницаемости покровов (физический покой), но чаще связана с иными их особенностями. Однако как тип плода, так и свойства околоплодника и семенной кожуры у представителей подклассов различны не только в пределах крупных таксонов, но нередко и в отдельных семействах и даже родах. Выявить связь между влиянием на прорастание этих покровов и систематическим положением растений не удается.

Другой существенной особенностью строения семян, сильно влияющей на их способность к прорастанию, является величина зародыша. Этот признак в рассматриваемых подклассах достаточно четко связан с систематическим положением растений. Для подклассов *Magnoliidae* и *Ranunculidae* характерны сильное недоразвитие зародыша и соответственно морфологический покой семян. Однако у большинства представителей этих подклассов недоразвитие зародыша сочетается с действием ФМТ разной силы, т. е. семена находятся в простом или сложном морфофизиологическом покое. Более того, у целого ряда видов из этих подклассов наблюдается еще большее усложнение морфофизиологического покоя семян (типы эпикотильного и двойного покоя).

Исключением в подклассе *Magnoliidae* являются семейства *Rafflesiaceae* и *Balanophoraceae*, выделенные в особый надпорядок. Обособленность этих семейств определяется биологической спецификой — паразитическим образом жизни. У них также маленький зародыш, но торможение прорастания не связано с его недоразвитостью, а вызывается иными свойствами семян. Другим исключением являются семена видов порядков *Nelumbonales* и *Laurales*. В отличие от других представителей подкласса зародыш у них вполне развит, а у семян наблюдается покой иных типов. Семена *Nelumbo nucifera* (водного растения) находятся в физическом покое, что, по-видимому, является отражением экологической обособленности вида. Представителям порядка *Laurales* свойствен физиологический покой, часто усиленный тормозящим влиянием внешних покро-

ков. Оба порядка могут, вероятно, рассматриваться в подклассе *Magnoliidae* как наиболее продвинутые (Takhtajan, 1980).

У подавляющего большинства представителей эволюционно более развитых подклассов *Caryophyllidae* и *Hamamelididae* семена также имеют крупный развитый зародыш, а запасающая функция переходит от эндосперма к семядолям зародыша. Для них типичен разный по глубине физиологический покой, иногда осложненный присутствием околоплодника или кожуры.

В общем ФМТ свойственно семенам различных таксонов, в том числе самым примитивным, т. е. оно не зависит от систематического положения растений. Сила действия ФМТ и особенности его проявления складываются у разных видов в процессе их формирования в разных географических и экологических условиях местообитания. Но у большинства представителей примитивных подклассов *Magnoliidae* и *Ranunculidae* покой семян имеет более сложный характер, связанный как с их физиологическими, так и структурными (морфологическими) особенностями.

ЛИТЕРАТУРА

Гришевицкий И. В. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. — В кн.: Комаровские чтения. Т. 14. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 46 с. — *Жизнь растений*. Т. 5, ч. 1 и 2. М.: Просвещение, 1981, ч. 1. 430 с.; ч. 2, 511 с. — *Николаева М. Г.* Физиология глубокого покоя семян. Л.: Наука, 1967. 208 с. — *Николаева М. Г., Разумова М. В., Гладкова В. Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 347 с. — *Тахтаджян Армен.* Система магнолиофитов. Л.: Наука, 1987. 439 с. — *Терехин Э. С.* Паразитные цветковые растения (эволюция онтогенеза и образа жизни). Л.: Наука, 1977. 219 с. — *Barton L. V.* Seed dormancy: general survey of dormancy types in seeds and dormancy imposed by external agents. — In: Encyclop. Plant Physiol., 1965, vol. 15/2, p. 699—717. — *Bewley J. D., Black M.* Physiology and biochemistry of seeds in relation to germination. Vol. 2. Berlin etc.: Springer, 1982. 373 p. — *Martin A. C.* The comparative internal morphology of seeds. — Amer. Midl. Natural., 1946, vol. 36, N 3, p. 513—660. — *Stokes P.* Temperature and seed dormancy. — In: Encyclop. Plant Physiol., 1965, vol. 15/2, p. 746—796. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 225—359.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 9 VII 1987.

SUMMARY

An analysis of the types of the so-called organic seed dormancy was conducted in different taxa of four subclasses of dicotyledonous plants according to the system of A. Takhtajan (1987). It is shown that the physiological mechanism of inhibition of germination is the basis of the physiological and partly morphophysiological types of seed dormancy and is widespread in all four subclasses, in both primitive and evolutionarily progressive taxa. A small embryo is typical for most representatives of the subclasses *Magnoliidae* and *Ranunculidae*, and because of this their seeds are mostly in the morphophysiological state of dormancy. Almost all representatives of the subclass *Hamamelididae* and all representatives of the subclass *Caryophyllidae* have completely developed embryos and their seeds are in physiological dormancy of different depth. Seed dormancy in many plants is, in addition, complicated by an inhibitory action of the seed coat or pericarp, but no connection of the presence of such combined types of dormancy and the taxonomic position of the plants has been found.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.291 (471.42/43)

М. В. Шустов

ЛИШАЙНИКИ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ ПРИВОЛЖСКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ

M. V. SHUSTOV. LICHENS OF THE CENTRAL PART OF THE PRIVOLZHSKAYA UPLAND

Приводятся результаты анализа флоры лишайников центральной части Приволжской возвышенности, систематический список, включающий 275 видов. *Lecanora crustacea* впервые указывается для европейской части СССР.

В течение ряда лет мы изучали лихенофлору центральной части Приволжской возвышенности в пределах лесостепной провинции Приволжской возвышенности (Физико-географическое районирование. . ., 1964) на территории Ульяновского и Куйбышевского Предволжья. Сбор материалов производили в 1979—1986 гг. маршрутно-стационарным методом, определение образцов было выполнено в лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в 1984—1987 гг.

Первые сведения о лихенофлоре региона приводятся во «Флоре лишайников Средней России» А. А. Еленкина (1906, 1907, 1911), где автор указывал для данной территории 49 видов, относящихся к 20 родам, 10 семействам (числа даны в соответствии с системой лишайников, принятой нами). На основании сборов ряда исследователей, а также материалов, не вошедших в неоконченную сводку Еленкина, ряд новых для региона видов был опубликован в работах Е. К. Штукенберг (1950), А. Н. Окснера (1971), К. А. Рассадиной (1971), Н. С. Голубковой и В. П. Савича (1978). В целом по опубликованным данным флора лишайников региона насчитывала 66 видов, относящихся к 27 родам, 15 семействам. В лихенологическом гербарии БИНа (LE) хранятся образцы 18 видов, собранные в исследуемом районе, не опубликованные ранее. В работе Л. М. Черепнина (1941: 9—12) приводится 10 новых для региона видов. Таким образом, исследуемая лихенофлора насчитывала 94 вида, из которых было опубликовано 66.

На основании наших сборов, литературных данных, материалов лихенологического гербария БИНа был составлен конспект флоры лишайников региона, включающий 275 видов, относящихся к 69 родам, 32 семействам, 8 порядкам. Пор. *Lecanorales* включает 245 видов (89 %), 52 рода, 21 семейство. Пор. *Verrucariales* содержит 5 родов и 12 видов, пор. *Arthoniales* — соответственно 3 и 4, порядки *Caliciales* и *Ostropales* — по 2 и 3, пор. *Dothideales* — 2 и 2, порядки *Gyalectales* и *Pyrenulales* представлены одним родом и одним видом каждый. Группа *Lichenes imperfecti* включает 1 род и 4 вида.

Из 32 семейств 9 имеют уровень видового богатства выше среднего (8.6), включая 78.9 % всей флоры (табл. 1, А). Десять ведущих семейств содержат 224 вида (81.5 %).

Ведущими по числу видов являются роды *Cladonia* (33 вида), *Lecanora* (25), *Parmelia* (21), *Rinodina* (12), *Caloplaca* (10), *Aspicilia* (9). По 8 видов содержат

ТАБЛИЦА 1

Состав ведущих семейств лихенофлоры центральной части Приволжской возвышенности (А — для всей территории; Б — исключены виды, произрастающие в юго-восточных районах)

Семейство	Число родов	Число видов	Семейство	Число родов	Число видов
	А			Б	
Physciaceae	8	38	*Cladoniaceae*	2	37
Cladoniaceae	2	37	*Parmeliaceae*	7	31
Parmeliaceae	7	33	*Physciaceae*	7	30
Lecanoraceae	2	31	*Lecanoraceae*	2	26
Lecideaceae	10	30	*Lecideaceae*	8	21
Teloschistaceae	2	18	*Teloschistaceae*	2	9
Verrucariaceae	5	12	*Usneaceae*	3	9
Usneaceae	3	9	*Ramalinaceae*	1	7
Aspiciliaceae	1	9	*Peltigeraceae*	1	6
Ramalinaceae	1	7	*Candelariaceae*	1	4

роды *Xanthoria*, *Physcia*, *Verrucaria*, по 7 — *Ramalina* и *Physconia*, по 6 — *Lecania* и *Peltigera*. Роды *Biatora*, *Bacidia* и *Bryoria* включают по 5 видов. Указанные 16 родов, обладая видовым разнообразием выше среднего уровня (4), содержат 175 видов (63.6 %).

Систематическая структура исследуемой лихенофлоры достаточно своеобразна. Обращают внимание некоторые особенности в составе ее ведущих семейств. Первое место по числу видов занимает сем. *Physciaceae*, на 8—9-м местах находится сем. *Aspiciliaceae*, на 11—12-м — сем. *Acarosporaceae*. Основываясь на сравнительном анализе спектров ведущих семейств отдельных регионов умеренной Голарктики, проведенном Голубковой (1983), можно утверждать, что вышеуказанные особенности систематической структуры свидетельствуют о том, что в спектре ведущих семейств данной флоры лишайников усматриваются черты, специфичные для лихенофлор аридных областей земного шара. Остальные ведущие семейства исследуемой лихенофлоры характерны для бореальных флор Голарктики. Как видно из табл. 1, Б, спектр ведущих семейств региона становится типично бореальным, если из списка исключить виды, известные только из Сызрано-Терешкинского, Жигулевского и Южно-Сызранского физико-географических районов, для которых по сравнению с остальными характерны более сухой климат и большее число участков степной растительности.

Для уточнения флористического характера изучаемой территории было проведено сравнение лихенофлор исследуемого региона, ТАССР (Голубкова и др., 1979) и Московской обл. (Голубкова, 1966), поскольку данные флоры и территории соответствуют необходимым критериям (Окснер, 1974). Сравниваемые флористические списки были расположены по J. Poelt, A. Vězda (1981), за исключением видов сем. *Usneaceae*, которое трактовалось в традиционном объеме (Poelt, 1973). Были также учтены изменения в границах некоторых таксонов, поэтому количественные показатели лихенофлор Московской обл. и ТАССР несколько отличаются от опубликованных ранее.

Показатели флористического богатства и систематического многообразия сравниваемых флор достаточно близки (табл. 2). Для определения сходства видового состава данных лихенофлор был использован как более обоснованный коэффициент Чекановского (Зайцев, 1984, с. 339—343). Наибольшим сходством обладают флоры исследуемого региона и ТАССР (K_C =0.6 при 153 общих видах), менее близки флоры центральной части Приволжской возвышенности и Московской обл. (K_C=0.52 при 146 общих видах). Как указывалось выше, систематическая структура изучаемой флоры лишайников обладает рядом особенностей, которые значительно отличают ее от флористических спектров ТАССР и Москов-

ской обл., однако сравнение «бореальной составляющей» исследуемой лихенофлоры (табл. 1, Б) со спектрами остальных территорий не выявляет серьезных различий.

Для эколого-биоморфологического анализа лихенофлоры центральной части Приволжской возвышенности мы использовали классификацию жизненных форм лишайников, разработанную Голубковой (1983). Исследуемая флора включает экобиоморфы всех отделов, типов, большинства классов и групп жизненных форм, что является результатом значительного разнообразия природных условий региона (табл. 3). Среди экобиоморф лишайников центральной части Приволжской возвышенности преобладают эвритопные, значительно представлены мезофитные и ксерофитные жизненные формы.

ТАБЛИЦА 2

Количественные показатели сравниваемых лихенофлор

Флористические показатели	Центральная часть Приволжской возвышенности	Татарская АССР	Московская обл.
Число семейств	32	25	33
» родов	69	65	71
» видов	275	229	291
в с	8.6	9.2	8.8
р с	2.1	2.6	2.1
в р	4	3.5	4

Примечание. в с - среднее число видов в семействе, р с — среднее число родов в семействе, в р — среднее число видов в роде.

По отношению к субстрату в лихенофлоре региона было выделено 6 групп. Ведущей по числу видов является группа эпифитов (107 видов или 38.9 %), причем 91 вид из этой группы встречен только на коре деревьев, а 16 видов были зарегистрированы и на других субстратах. Группа эпилитов содержит 102 вида (37.1 %), из них 52 вида приурочены к известняковым породам, 47 видов — к силикатным, 3 вида встречаются на обоих типах пород. Эпигеиды представлены 36 видами (13 %), из которых 6 были зарегистрированы на карбонатных почвах, 30 — на песчаных. Группы эпибриофитов и эпиксилов содержат по 4 вида (по 1.5 %). Для 22 видов (8 %) трудно указать определенный тип субстрата, эти виды были отнесены к группе эврисубстратных.

При географическом анализе лихенофлоры принята схема географических элементов, основанная на зональном принципе (Окснер, 1974, Голубкова, 1983, и др.). Результаты географического анализа исследуемой лихенофлоры приведены в табл. 4. Флору лишайников центральной части Приволжской возвышенности можно охарактеризовать как неморально-бореальную со значительной долей мультизональных, а также участием аридных, гипоарктомонтанных, монтанных и субокеанических видов. Преобладание видов бореального, неморального и аридного элементов вполне соответствует географическому положению региона. Обращает внимание значительная доля (в сумме 9.8 %) гипоарктомонтанных и монтанных видов во флоре исследуемого района, расположенного в южной части лесостепной зоны на Восточно-Европейской равнине. Интересным фактом является присутствие видов с европейскими и европейско-американскими ареалами наряду с восточноевропейско-азиатскими (*Aspicilia transbaicalica*, *Lecanora crustacea*) и восточноевропейско-азиатско-американскими (*Parmelia ulophyllodes*, *Lasallia pensylvanica*), которые на Восточно-Европейской равнине известны только из исследуемого района, причем западные границы ареалов азиатских и азиатско-американских видов на этой равнине, видимо, связаны

ТАБЛИЦА 3

Классификация жизненных форм лишайников центральной части Приволжской возвышенности

Отдел	Тип	Класс	Группа жизненных форм	Число видов
Эндогенные (2.2 %)	Плагиотропные (2.2 %)	Накипные (2.2 %)	Эндофлеодные (0.4 %)	1
			Эндолитные (1.8 %)	5
Эпигенные (97.4 %)	Плагиотропные (76.3 %)	Накипные (49.5 %)	Однообразно-накипные (39.3 %)	108
			Диморфные (4.4 %)	12
			Чешуйчатые (5.8 %)	16
		Умбиликатные (1.8 %)	Умбиликатно-накипные (0.4 %)	1
			Умбиликатно-листоватые (1.4 %)	4
		Листоватые (25 %)	Широколопастные ризоидальные (2.5 %)	7
			Рассеченнолопастные ризоидальные (21.8 %)	60
			Вздутолопастные перизоидальные (0.7 %)	2
	Плагиоортотропные (13.8 %)	Бородавчато- или чешуйчатокустистые (13.8 %)	Шило- или сцифовидные (11.3 %)	31
			Кустисторазветвленные (2.5 %)	7
	Ортотропные (7.3 %)	Накипные карликовокустистые (0.4 %)		1
		Кустистые (6.9 %)	Кустистые прямостоячие (0.4 %)	1
			Кустистые повисающие (6.5 %)	18
Свободноживущие (0.4 %)		Листоватые (0.4 %)	Листоватые рассеченнолопастные (0.4 %)	1

Примечание. В скобках указаны проценты от общего числа видов лишайников.

с Приволжской возвышенностью. Заслуживает внимания наличие аридных видов с сонорско-древнесредиземноморскими ареалами (*Lecanora bolcana*, *Glypholecia scabra*). Неожиданна находка лишайника *Rinodinella controversa*, ареал которого, как показал Mayrhofer (1984), в основном ограничен Древнесредиземноморским подцарством Голарктики (в понимании А. Л. Тахтаджяна, 1978).

В распределении лишайников по изучаемой территории можно выделить ряд закономерностей. Бореальные виды в основном сосредоточены в северных районах, в центральных и юго-западных — встречаются в лесах палеогенового плато. Лишайники аридного элемента флоры наиболее представлены в юго-восточных районах. Гипоарктомонтанные и монтанные виды приурочены к останцам палеогенового плато.

Некоторые бореальные виды в исследуемом районе находятся на южной границе ареалов на равнине — *Cladonia deformis*, *C. bacillaris*, *Hypogymnia tubulosa*, *Phaeophyscia ciliata* и др. В то же время ряд аридных видов, например *Parmelia vagans*, *Rinodina calcarea*, *Aspicilia radiosa* и другие, видимо, имеют северные границы ареалов в европейской части СССР на исследуемой территории. О видах, находящихся на западных границах ареалов, говорилось выше. Восточные границы ареалов европейских и европейско-американских видов трудно определить точно из-за отсутствия достаточно полных данных по лихенофлоре

ТАБЛИЦА 4

Распределение видов лихенофлоры центральной части Приволжской возвышенности по географическим элементам и типам ареалов

Географический элемент	Субэлемент	Тип ареала										Всего видов
		голарктический	евразиатский	европейско-американский	восточноевропейско-азиатский	восточноевропейско-азиатско-американский	европейский	палеарктический	древнесредиземноморский	сонорско-древнесредиземноморский	мультирегиональный	
Бореальный	Голарктический	35	4	1		1						89
	Омнибореальный										48	
Мультизональный	Голарктический	34	2									73
	Омнимультизональный										37	
Неморальный	Голарктический	19	1	2			2	2				53
	Омнинеморальный										27	
Аридный	Голарктический	6	1		1		1	5	1	2		24
	Омнпаридный										7	
Гипоарктомонтанный	Голарктический	9	1			1						16
	Омнигипоарктомонтанный										5	
Монтанный	Голарктический	5	1	1	1		1					11
	Омнимонтанный										2	
Субокеанический	Голарктический	3	1									4
	Всего видов	111	11	4	2	2	4	7	1	2	126	270

Примечание. Ареалы 5 видов (1.8 %) не установлены.

Заволжья. Аналогичная картина наблюдается у сосудистых растений, многи виды которых в исследуемом районе находятся на северных, южных, юго-за падных и восточных границах своих ареалов (Благовещенский и др., 1978).

В целом флору лишайников центральной части Приволжской возвышен ности можно охарактеризовать как достаточно своеобразную в сравнении с имею щимися региональными лихенофлорами средней полосы европейской част СССР. Ряд интересных флористических находок, видимо, свидетельствуе о сложной истории формирования флоры, происходившего с конца палеогена не прерывавшегося ледниками.

В приводимом ниже списке 209 видов впервые публикуются для данног региона, из них 181 является новым для обследованной территории, 1 вид — *Lecanora crustacea* — для европейской части СССР. Для видов, известных тольк по литературным и гербарным данным, приводится соответствующая ссылк

Систематический список лишайников центральной части Приволжской возвышенности

Сем. *Caliciaceae*: *Chaenotheca stemonea* (Ach.) Zw., *Ch. laevigata* Nadv., *Ca cium salicinum* Pers.

Сем. *Micareaceae*: *Scoliciosporum chlorococcum* (Stenh.) Vězda.

Сем. *Lecideaceae*: *Biatora humosa* (Ehrh. ex Hoffm.) Arnold, *B. granulo* (Ehrh.) Flot., *B. fusca* (Borr. ex Schaer.) Th. Fr. — Еленкин (1911) var. *fusc* var. *atrofusca* (Flot.) Oxn., *B. vernalis* (L.) Fr., *B. symmicta* (Ach.) Fr., *Lecidel carpathica* Koerb., *L. laureri* (Hepp) Koerb., *L. euphorea* (Flk.) Hertel — Еле кин (1907), *L. stigmatea* (Ach.) Hertel et Leuck., *Hypocenomyce scalaris* (Ach. e

Liljbl.) Choisy, *Psora decipiens* (Hedw.) Hoffm., *P. lurida* (With.) DC., *Arthrospora populorum* Massal., *Bilimbia naegelii* (Hepp) Krempelh., *B. lignaria* (Ach.) Massal., *B. sabuletorum* (Schreb.) Arnold, *Bacidia luteola* (Schrad.) Mudd — Еленкин (1907), *B. muscorum* (Ach.) Mudd, *B. endoleuca* (Nyl.) Kickx., *B. inudata* (Fr.) Koerb., *B. igniarii* (Nyl.) Oxn., *Protoblastenia incrustans* (DC.) Steiner — Еленкин (1907), *P. calva* (Dicks.) Zahlbr., *P. rupestris* (Scop.) Steiner, *Toninia coeruleonigricans* (Lightfl.) Th. Fr., *T. candida* (Web.) Th. Fr. — Еленкин (1907), *T. cinereovirens* Massal. — Еленкин (1907), *T. aromatica* Massal. — Еленкин (1907), *Rhizocarpon sublucidum* Räs., *R. grande* (Flk.) Arnold.

Сем. *Porpidiaceae*: *Porpidia crustulata* (Ach.) Hertel et Knoph.

Сем. *Lecanoraceae*: *Lecanora atra* (Huds.) Ach. var. *calcarea* Jatta, *L. allophana* (Ach.) Röhl., *L. impudens* Degel., *L. subfuscata* H. Magn., *L. chlarona* (Ach.) Nyl., *L. pinastri* (Schaer.) H. Magn., *L. subrugosa* Nyl., *L. rugosella* Zahlbr., *L. chlarotera* Nyl., *L. carpinea* (L.) Vain., *L. cenisea* Ach., *L. crenulata* (Dicks.) Vain., *L. dispersa* (Pers.) Röhl., *L. hagenii* Ach., *L. umbrina* (Ehrh.) Röhl., *L. poliophaea* (Wahlenb.) Ach. — Еленкин (1907), *L. lithophila* (Wallr.) Oxn., *L. sarcopsis* (Wahlenb.) Röhl., *L. polytropa* (Ehrh.) Rabenh., *L. frustulosa* (Dicks.) Ach., *L. varia* (Ehrh.) Ach., *L. crustacea* (Savicz) Zahlbr., *L. muralis* (Schreb.) Rabenh. f. *muralis*, f. *albomarginata* (Nyl.) Kopacz., *L. versicolor* Ach., *L. bolcana* (Pollin.) Poelt, *Lecania cyrtella* (Ach.) Th. Fr., *L. dubitans* (Nyl.) A. L. Sm., *L. erysibe* (Ach.) Mudd, *L. koerberiana* Lahm, *L. prasinoides* Elenk., *L. fuscella* (Schaer.) Koerb.

Сем. *Baeomycetaceae*: *Baeomyces rufus* (Huds.) Rebent.

Сем. *Cladoniaceae*: *Cladonia deformis* (L.) Hoffm., f. *deformis*, f. *crenulata* (Ach.) Nyl., *C. sulphurina* (Michx.) Fr., *C. bacillaris* (Ach.) Nyl., *C. macilenta* Hoffm., *C. botrytes* (Hagen) Willd., *C. carneola* (Fr.) Fr., *C. cariosa* (Ach.) Spreng., *C. acuminata* (Ach.) Norrl. var. *acuminata*, var. *norrlinii* (Vain.) Lynge, *C. decorticata* (Flk.) Spreng., *C. anomaea* (Ach.) Ahti et P. James, *C. gracilis* (L.) Willd. var. *gracilis*, var. *dilatata* (Hoffm.) Vain., var. *dilacerata* Flk., *C. cervicornis* (Ach.) Flot. subsp. *verticillata* (Hoffm.) Ahti, *C. cornuta* (L.) Hoffm. f. *cornuta*, f. *phyllotoca* (Flk.) Arnold, *C. phyllophora* Hoffm., *C. pyxidata* (L.) Hoffm., *C. pocillum* (Ach.) O. J. Rich., *C. chlorophaea* (Flk.) Spreng., *C. grayi* Merr., *C. conoidea* Ahti, *C. fimbriata* (L.) Fr. f. *fimbriata*, f. *major* (Hagen) Vain., *C. rei* Schaer. f. *rei*, f. *phyllocephala* Arnold, *C. subulata* (L.) Wigg. f. *subulata*, f. *radiata* (Schreb.) Thoms., *C. coniocraea* (Flk.) Spreng., *C. ochrochlora* Flk., *C. turgida* (Ehrh.) Hoffm., *C. furcata* (Huds.) Schrad. var. *furcata*, var. *pinnata* (Flk.) Vain., subsp. *subrangiformis* (Sandst.) Pišut, *C. scabriuscula* (Del.) Leight., *C. caespiticia* (Pers.) Flk., *C. squamosa* (Scop.) Hoffm., *C. crispata* (Ach.) Flot. f. *crispata*, f. *elegans* (Del.) Sandst., *C. cenotea* (Ach.) Schaer., *C. glauca* Flk., *C. uncialis* (L.) Wigg., *Cladina stellaris* (Opiz) Brodo, *C. portentosa* (Duf.) Zahlbr., *C. rangiferina* (L.) Harm., *C. arbuscula* (Wallr.) Hale et W. Culb. f. *arbuscula*, f. *pigmaea* Sandst.

Сем. *Umbilicariaceae*: *Umbilicaria deusta* (L.) Baumg., *Lasallia pensylvanica* (Hoffm.) Llano, *L. rossica* Dombr.

Сем. *Parmeliaceae*: *Parmeliopsis ambigua* (Wulf.) Nyl., *P. hyperopta* (Ach.) Arnold, *P. aleurites* (Ach.) Nyl., *Parmelia panniformis* (Nyl.) Vain., *P. sorediosa* Almb., *P. acetabulum* (Neck.) Duby — Еленкин (1906), *P. exasperata* DNot., *P. exasperatula* Nyl., *P. glabra* (Schaer.) Nyl., *P. glabratula* (Lamy) Nyl., *P. olivacea* (L.) Ach. f. *olivacea*, f. *albopunctata* Asah., *P. septentrionalis* (Lynge) Ahti, *P. subargentifera* Nyl., *P. subaurifera* Nyl., *P. pulla* Ach., *P. verruculifera* Nyl., *P. taractica* Krempelh., *P. vagans* Nyl., *P. conspersa* (Ehrh.) Ach. — Еленкин (1906), *P. sulcata* Tayl., *P. ulophyllodes* (Vain.) Savicz, *P. caperata* (L.) Ach., *P. quercina* (Willd.) Vain., *P. scortea* Ach., *Cetrelia cetrarioides* (Del. et Duby) C. Culb. et W. Culb. — LE, *Cetraria pinastri* (Scop.) S. Gray, *C. chlorophylla* (Willd.) Vain var. *chlorophylla*, var. *klementii* (Serv.) H. Magn., *C. sepincola* (Ehrh.) Ach., *C. islandica* (L.) Ach., *Platismatia glauca* C. Culb. et W. Culb. f. *glauca*,

f. *coralloides* (Wallr.) Koerb., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *H. tubulosa* (Schaer.) Hav., *Pseudevernia furfuracea* (L.) Zopf.

Сем. *Usneaceae*: *Evernia mesomorpha* Nyl. f. *mesomorpha*, f. *parva* Mer., f. *tecticola* Savicz, *E. prunastri* (L.) Ach., *Bryoria fuscescens* (Gyeln.) Brodo et D. Hawksw., *B. subcana* (Nyl. ex Stiz.) Brodo et D. Hawksw., *B. furcellata* (Fr.) Brodo et D. Hawksw., *B. capillaris* (Ach.) Brodo et D. Hawksw., *B. implexa* (Hoffm.) Brodo et D. Hawksw., *Usnea hirta* (L.) Wigg., *U. subfloridana* Stirt.

Сем. *Ramalinaceae*: *Ramalina pollinaria* (Westr.) Ach., *R. farinaceae* (L.) Ach., *R. dilacerata* (Hoffm.) Hoffm., *R. baltica* Lett., *R. polymorpha* (Ach.) Ach., *R. capitata* (Ach.) Nyl. ex Cromb., *R. roesleri* (Hochst. ex Schaer.) Hue.

Сем. *Aspiciliaceae*: *Aspicilia calcarea* (L.) Mudd, *A. farinosa* Arnold, *A. contorta* (Hoffm.) Krempelh., *A. hoffmannii* (Ach.) Flag., *A. cinerea* (L.) Koerb., *A. cupreoatra* (Nyl.) Arnold, *A. transbaicalica* Oxn., *A. alphoplaca* (Wahlenb.) Poelt et Leuck., *A. radiosa* (Hoffm.) Poelt et Leuck.

Сем. *Candelariaceae*: *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr., *C. vitellina* (Ehrh.) Müll. Arg., *C. xanthostigma* (Pers.) Lett., *C. lutella* (Vain.) Räs.

Сем. *Teloschistaceae*: *Caloplaca cerina* (Ehrh.) Th. Fr., *C. cerinella* (Nyl.) Flag., *C. ferruginea* (Huds.) Th. Fr., *C. flavovirescens* (Wulf.) DT. et Sarnth., *C. holocarpa* (Hoffm.) Wade, *C. variabilis* (Pers.) Müll. Arg. — Еленкин (1907), *C. aurantia* (Pers.) Hellb. — Еленкин (1907), *C. citrina* (Hoffm.) Th. Fr., *C. decipiens* (Arnold) Blomb. et Forss., *C. saxicola* (Hoffm.) Nordin, *Xanthoria elegans* (Link.) Th. Fr., *X. sorediata* (Vain.) Poelt, *X. aureola* (Ach.) Erichs., *X. calcicola* Oxn., *X. fallax* (Hepp) Arnold, *X. polycarpa* (Ehrh.) Rieber, *X. parietina* (L.) Th. Fr., *X. candelaria* (L.) Arnold.

Сем. *Physciaceae*: *Buellia schaereri* DNot., *B. punctata* (Hoffm.) Massal., *B. disciformis* (Fr.) Mudd, *B. geophila* (Flk.) Lynge, *Rinodina pyrina* (Ach.) Arnold, *R. sophodes* (Ach.) Massal., *R. confragosa* (Ach.) Koerb., *R. biscoffii* (Hepp) Massal., *R. immersa* (Koerb.) Arnold, *R. gennarii* Bagl., *R. milvina* (Wahlenb. in Ach.) Th. Fr., *R. lecanoria* (Massal.) Massal., *R. calcarea* (Arnold) Arnold, *R. exigua* (Ach.) S. Gray, *R. archaea* Arnold, *R. badiella* (Nyl.) Th. Fr., *Rinodinella controversa* (Massal.) Mayrhofer et Poelt, *Dimelaena oreina* (Ach.) Norm., *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg, *Ph. orbicularis* (Ach.) Moberg, *Ph. nigricans* (Flk.) Moberg, *Ph. sciastra* (Ach.) Moberg, *Physcia tenella* (Scop.) DC., *Ph. adscendens* (Fr.) Oliv., *Ph. aipolia* (Ehrh.) Fürnr., *Ph. caesia* (Hoffm.) Fürnr., *Ph. stellaris* (L.) Nyl., *Ph. dubia* (Hoffm.) Lett., *Ph. tribacia* (Ach.) Nyl., *Ph. dimidiata* (Arnold) Nyl., *Physconia detersa* (Nyl.) Poelt, *Ph. enteroxanta* (Nyl.) Poelt, *Ph. muscigena* (Ach.) Poelt, *Ph. perisidiosa* (Erichs.) Moberg, *Ph. pulverulacea* Moberg, *Ph. venusta* (Ach.) Poelt, *Ph. grisea* (Lam.) Poelt, *Anaptychia ciliaris* (L.) Koerb.

Сем. *Acarosporaceae*: *Sarcogyne privigna* (Ach.) Anzi var. *calcicola* H. Magn., *S. regularis* Koerb. em. Oxn., *Acarospora veronensis* Massal., *A. glaucocarpa* (Wahlenb.) Koerb., *A. oligospora* (Nyl.) Arnold — Черепнин (1941), *Glypholecia scarba* (Pers.) Müll. Arg.

Сем. *Pertusariaceae*: *Pertusaria amara* (Ach.) Nyl., *P. discoidea* (Pers.) Malme, *P. globulifera* (Turn.) Massal.

Сем. *Phlyctidaceae*: *Phlyctis argena* (Spreng.) Flot.

Сем. *Collemataceae*: *Collema tenax* (Sw.) Ach. em. Degel., *C. cristatum* (L.) Wigg., *C. tunaeforme* (Ach.) Ach., *Leptogium tenuissimum* (Dicks.) Koerb., *L. saturninum* (Dicks.) Nyl. — Гончарова и др. (1978).

Сем. *Placynthiaceae*: *Placynthium nigrum* S. Gray.

Сем. *Peltigeraceae*: *Peltigera canina* (L.) Willd. var. *canina*, var. *subcanina* (Gyeln.) Frey, *P. rufescens* (Weis) Humb., *P. praetextata* (Flk.) Vain., *P. spuria* (Ach.) DC. var. *spuria*, var. *erumpens* Harm., *P. malacea* (Ach.) Funck., *P. polydactyla* (Neck.) Hoffm.

Сем. *Lobariaceae*: *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. — Гончарова и др. (1978).

Сем. *Gyalectaceae*: *Gyalecta truncigena* (Ach.) Hepp.

Сем. *Thelotremataceae*: *Diploschistes bryophilus* (Ehrh.) Zahlbr., *D. scruposus* (Schreb.) Norm.

Сем. *Graphidaceae*: *Graphis scripta* (L.) Ach.

Сем. *Trichotheliaceae*: *Porina aenea* (Wallr.) Zahlbr.

Сем. *Verrucariaceae*: *Verrucaria calciseda* DC., *V. rupestris* Schrad., *V. muralis* Ach., *V. dufourii* DC., *V. squamulosocrustacea* (Savicz) Oxn., *V. fuscella* (Turn.) Ach., *V. glaucina* Ach., *V. nigrescens* Pers., *Endopyrenium rufescens* (Ach.) Koerb., *Dermatocarpon miniatum* (L.) Mann. var. *miniatum*, var. *complicatum* (Lightf.) Hellb., *Staurothele clopima* (Wahlenb.) Th. Fr., *Endocarpon pussillum* Hedw. — Черепнин (1941).

Сем. *Arthoniaceae*: *Arthonia mediella* Nyl., *A. didyma* Koerb.

Сем. *Opegraphaceae*: *Opegrapha rufescens* Pers.

Сем. *Chrysothricaceae*: *Chrysothrix candelaris* (L.) Laundon.

Сем. *Pleosporaceae*: *Arthopyrenia punctiformis* Massal.

Сем. *Strigulaceae*: *Acrocordia gemmata* (Ach.) Massal. *Lichenes imperfecti*: *Lepraria aeruginosa* Sm., *L. latebrarum* Ach., *L. membranaceae* (Dicks.) Lett., *L. neglecta* (Nyl.) Erichs.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский В. В., Пчелкин Ю. А., Раков Н. С. Растительный мир. — В кн.: Природные условия Ульяновской области. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1978, с. 227—255. — *Голубкова Н. С.* Определитель лишайников средней полосы европейской части СССР. Л.: 1966. 255 с. — *Голубкова Н. С.* Анализ флоры лишайников Монголии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Голубкова Н. С., Малышева Н. В., Шмидт В. М.* Лишайники Татарии. I. Систематический состав флоры и его сравнение с составом некоторых других флор. — Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1979, т. 21, вып. 4, с. 29—37. — *Голубкова Н. С., Савич В. П.* Семейство *Umbilicariaceae*. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 5. Л.: Наука, 1978, с. 59—137. — *Гончарова А. Н., Золотовский М. В., Плаксина Т. И.* Лишайники Жигулевского государственного заповедника. — В кн.: Интродукция, акклиматизация растений и окружающая среда: Межвуз. сб. Вып. 2. Куйбышев: Изд-во Куйбышев. ун-та. 1978, с. 75—86. — *Еленкин А. А.* Флора лишайников Средней России. Юрьев, 1906, ч. 1. 184 с.; 1907, ч. 2, с. 185—359; 1911, ч. 3—4, с. 360—382. — *Зайцев Г. Н.* Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с. — *Окснер А. Н.* Род *Aspilicia*. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Л.: Наука, 1971, с. 146—217. — *Окснер А. Н.* Определитель лишайников СССР. Морфология, систематика и географическое распространение. Вып. 2. Л.: Наука, 1974. 283 с. — *Рассадина К. А.* Семейство *Parmeliaceae*. — В кн.: Определитель лишайников СССР. Вып. 1. Л.: Наука, 1971, с. 282—387. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — Физико-географическое районирование Среднего Поволжья / Под ред. А. В. Ступишина. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1964. 196 с. — *Черепнин Л. М.* Растительность каменистой степи Жигулевских гор: Дис. . . . канд. биол. наук. М., 1941. 365 с. — *Штукенберг Е. К.* К изучению лишайников Куйбышевской и Пензенской областей и Мордовской АССР. — Тр. бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1950. Сер. 2, вып. 5, с. 305—326. — *Mayrhofer H.* Die saxicolen Arten der Flechtengattungen *Rinodina* und *Rinodinella* in der Alten Welt. — J. Hattori Bot. Lab., 1984, N 55, p. 327—493. — *Poelt J.* Classification. — In: The Lichens. New York; L., 1973, p. 599—630. — *Poelt J., Vězda A.* Bestimmungsschlüssel europäischer Flechten. Ergänzungsheft 2. Vaduz, 1981. 390 S.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 22 VI 1987.

УДК 582.572.2 : 539.22 : 581.45 : 576.1 Бот. журн., т. 73, № 4

Г. Г. Оганезова

О ВОЗМОЖНОСТЯХ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ СТРУКТУРЫ ЛИСТА ПРИ УТОЧНЕНИИ ИСТОРИИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ РОДОВ НА ПРИМЕРЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *LILIACEAE*

G. G. OGANEZOVA. ON THE POSSIBILITY OF USING OF LEAF STRUCTURE TO DEFINE MORE EXACTLY THE HISTORY OF THE ORIGIN OF GENERA (SOME MEMBERS OF THE *LILIACEAE* TAKEN AS AN EXAMPLE)

Сравнивали структуру листа видов сем. *Liliaceae*, генетически связанных с двумя флористическими центрами — «флорой вельвичии» и «флорой гинкго» (Попов, 1983). Показано, что морфология и анатомия листа связаны с историей формирования рода. По анатомии листа выявлены виды и роды лилейных, аборигенные для Древнего Средиземноморья, а также виды и роды, для которых современные местообитания вторичны. Выделено 3 структурных типа листа, 2 из которых экологически специфичны, а 1 — неспецифичен. Последний встречается у видов из самых различных экологических условий, в том числе в очагах «флоры гинкго» и «флоры вельвичии», что, вероятно, является весомым аргументом его примитивности.

Лист — один из органов, обеспечивающих экологическую пластичность растений, один из важных компонентов его адаптационного комплекса. Однако это не означает, что структура листа полностью зависит от особенностей среды обитания. Накоплены данные, свидетельствующие об ограниченности изменений структурных особенностей листа, которые можно было бы считать непосредственной реакцией на среду. На ряде примеров установлено, что ткани листа в разных условиях произрастания меняются лишь по количественным показателям — числу слоев, размерам клеток, тогда как комплекс признаков, характеризующий дифференцированность его тканей, что мы называем структурным типом листа, не меняется. Это достаточно консервативные признаки, больше связанные с историей видов, чем с конкретными экологическими условиями их произрастания, что доказано еще в работе В. К. Василевской (1954). Автор этой монографии, проанализировав практически все проявления ксерофитизма у растений, указывает на разнообразие структуры листьев засухоустойчивых растений, которое она объясняет их различным происхождением. Такую же структурно неоднородную группу представляют собой эфемероиды и, наверное, другие фенологические группы растений. Вслед за A. Tschirch (1880—1882), G. Volkens (1884), П. Генкелем (1946) Василевская считает, что исследования по экологической анатомии необходимо проводить на широкой ботанико-географической основе. Работа по изучению особенностей листа некоторых эфемероидных лилейных убедила нас в этом.

Материал и методика

Выбор объектов исследования основывается на ботанико-географическом принципе. Мы сравнивали роды лилейных, распространенных в Древнем Средиземноморье, но по происхождению принадлежащих двум флористическим центрам — южно-африканскому и восточно- и юго-восточно-азиатскому. М. Г. Попов (1983) образно назвал виды, по происхождению принадлежащие этим центрам, соответственно видами «флоры вельвичии» и «флоры гинкго». Представления Попова об этих флористических центрах с позиций современной ботанической науки нуждаются в уточнениях и изменениях, но безусловным остается то, что виды, тяготеющие к южно-африканскому флористическому центру, развиваются главным образом в направлении ксерофитности, тогда как виды, генетически связанные с восточно-азиатским центром, обычно сохраняют мезо-

фитную структуру, что дает нам право использовать термины Попова в их наиболее общем смысле.

В настоящей работе изучены виды родов, ареалы которых приурочены исключительно к Древнему Средиземноморью, по возможности взяты виды из разных областей этой обширной территории: *Merendera trigyna* (Adam) Woronow,[1] *M. raddeana* Regel, *M. ghalgana* Otschiauri, *M. sobolifera* Fisch. et Mey., *M. filifolia* Camb., *Colchicum umbrosum* Stev., *C. szovitsii* Fisch. et Mey., *C. kesselringii* Regel, *Eremurus spectabilis* Bieb., *E. brachystemon* Vved., *Asphodeline taurica* (Pall. ex Bieb.) Kunth, *A. liburnica* Reichenb., *Nectaroscordum tripedale* (Trautv.) Grossh., *Rhinopetalum bucharicum* (Regel) Losinsk., *S. stenanterum* Regel — все из Ботанического сада АН АрмССР, Ереван.[2]

Изучены также виды родов, ареалы которых, несмотря на мощные очаги видообразования в Древнем Средиземноморье, выходят за границы этого подцарства: *Allium triquetrum* L. (Balearic Island, Menorca, March 31, 1967, L. F. Bowden, P. A. Sims (ERE)), *A. paradoxum* (Bieb.) G. Don f., *A. akaka* S. Gmel. ex Schult. et Schult. f., *A. cardiostemon* Fisch. et Mey., *A. atroviolaceum* Boiss., *A. vineale* L., *A. albidum* Fisch. ex Bess — все из Ботанического сада АН АрмССР, Ереван; *A. karsianum* Fomin — АрмССР, Джаджурский перевал, близ родника, 15 VIII 1979, Г. Оганезова; *A. victorialis* L. — АрмССР, Памбакский хребет, близ с. Маргаовит, 18 VIII 1979, Г. Оганезова; *Fritillaria caucasica* Adam — АрмССР, Мегринский р-н, урочище Чиман-юрд, 10 VI 1978, Г. Оганезова; *F. lutea* Mill. — АрмССР, Гугаркский р-н, Памбакский хребет близ с. Гамзачиман, 1700—2500 м над ур. м., 20 VI 1968, И. Аревшатян, Т. Попова (ERE); *F. kurdica* Boiss. et Noë из Ботанического сада АН АрмССР, Ереван; *Tulipa biflora* Pall., *T. juliae* C. Koch, *T. sosnowskyi* Achverd. et Mirzoeva, *T. greigii* Regel.

Изучены виды бореально-неморальных родов, для которых Древнее Средиземноморье является южной границей ареала: *Convallaria transcaucasica* Utkin, *Polygonatum glaberrimum* C. Koch — оба из Ботанического сада АН АрмССР, Ереван; *Lilium armenum* Manden., *L. szovitsianum* Fisch. et Ave-Lall.

Изучены виды родов, не встречающиеся в Древнем Средиземноморье, но ареалы которых соприкасаются с ареалами некоторых из исследованных родов: *Aspidistra elatior* L. (оранжереи Ин-та ботаники АН АрмССР, Ереван); также виды родов, сравнение которых с их средиземноморскими сородичами из-за безусловной подвинутости последних представляет особый интерес: *Agapanthus umbellatus* (L.) Hérit., *Ipheion uniflorum* Rafin. (оранжереи Ин-та ботаники АН АрмССР, Ереван).

При сравнительно-анатомическом описании мы намеренно использовали несколько схематичный метод, без уточнения некоторых специфических особенностей эпидермы, устьиц, хлоренхимы листа. Такой подход диктовался необходимостью концентрации внимания на более общих признаках строения, дифференцированности листа на разные ткани — на том, что мы называем структурным типом листа.

Результаты исследований

Первая группа сравниваемых видов относится к родам, по происхождению связанным с «флорой вельвичии». Среди изученных видов родов *Merendera* и *Colchicum* (Оганезова, 1986б) представлены виды из разных местообитаний.

---

[1] Данные о ранее изученных видах родов *Merendera*, *Colchicum* (за исключением *C. kesselringii* из Ботанического сада АН АрмССР, Ереван), *Tulipa*, *Lilium*, *Eremurus* (Оганезова, 1986б) в настоящей работе не приводятся.

[2] Виды, материал по которым взят из культивируемых в Ботаническом саду АН АрмССР растений, интродуцированы из естественных местообитаний.

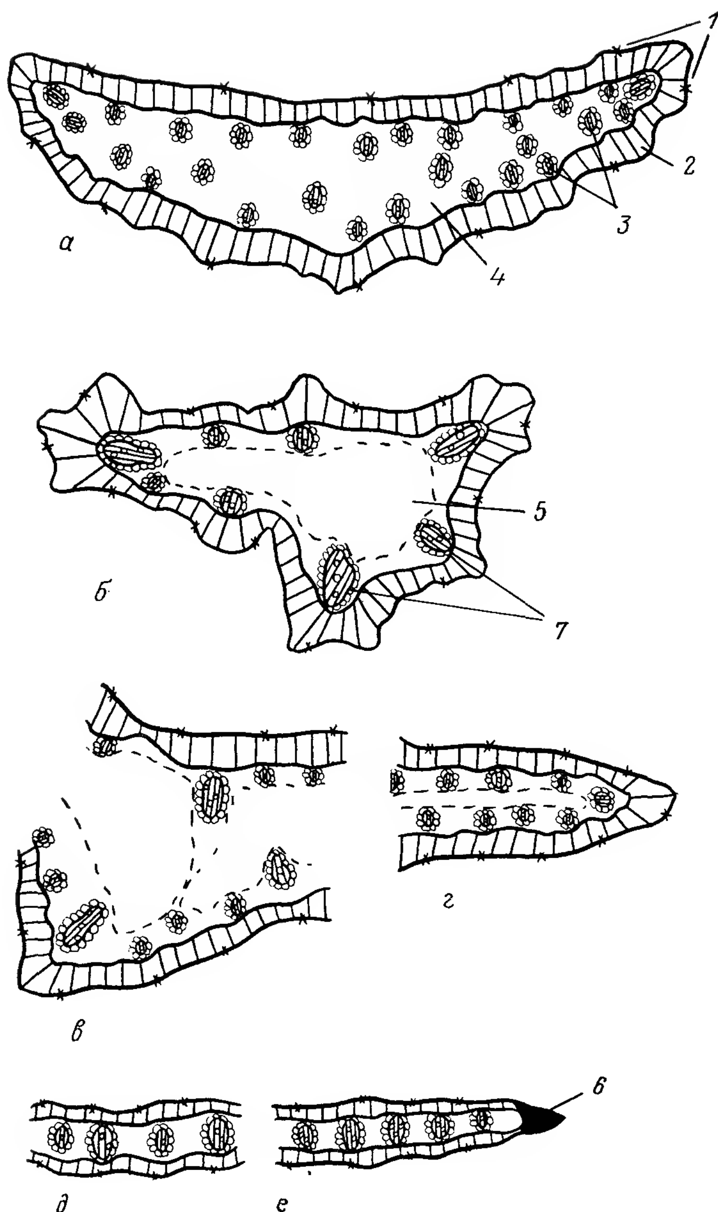


Рис. 1. Схематичное изображение структуры целого листа (*а*, *б*), области центральной жилки (*в*, *д*) и края листа (*г*, *е*).

а — *Allium albidum*; *б* — *Asphodeline liburnica*; *в*, *г* — *Eremurus spectabilis*; *д*, *е* — *Colchicum szovitsii*. *1* — устьица, *2* — палисадная ткань, *3* — проводящие пучки, *4* — губчатая ткань, *5* — лизигенные полости, *6* — склеренхима, *7* — хлоренхимная обкладка проводящих пучков.

Это высокогорные (*M. raddeana*, *M. ghalgana*), среднегорные (*M. trigyna*, *C. kesselringii*, *C. szovitsii*) и низкогорные (*M. sobolifera*, *M. filifolia*, *C. umbrosum*) виды. У них различные типы ареалов[3] — западно-средиземноморский

[3] Типы ареалов приведены в основном по А. А. Гроссгейму (1940) с дополнениями А. А. Сагателян (1981).

M. filifolia), среднеазиатский (*C. kesselringii*), кавказский (все остальные). Есть виды осеннецветущие (*M. filifolia*, *C. umbrosum*) и весеннецветущие (все остальные). Однако у всех видов сходные морфология и анатомия листа: лист широколинейный или линейный (только у *M. filifolia* лист игольчатый), амфистоматный, изопалисадный, с плотной губчатой тканью (во второй половине вегетации, когда начинается усиленное разрастание листа, в этой ткани появляются большие межклетники), проводящие пучки с хлоренхимной обкладкой, центральная жилка образована обычным по размерам проводящим пучком (рис. 1, *д*, *е*). Этот структурный тип, по мнению Василевской (1954), чрезвычайно распространен среди растений области Древнего Средиземноморья и обычно интерпретируется как приспособление к жестким экологическим условиям — повышенным или пониженным температурам, дефициту влаги. Все вышеперечисленные виды начинают вегетацию ранней весной или поздней осенью, т. е. в начале вегетации они подвержены воздействию низких температур, но заканчивают ее в условиях достаточного увлажнения и умеренных температур. Активный рост и разрастание листьев приходятся на вторую половину вегетации, когда нет жесткого воздействия водного и температурного факторов. В морфологии листа видов *Merendera* и *Colchicum* также нет признаков, которые обычно описываются как приспособление к жестким экологическим условиям, т. е. по фенологии и морфологии листьев виды родов *Merendera* и *Colchicum* нельзя отнести к растениям с узкой экологической амплитудой.

Сходный тип структуры листа характерен для видов родов *Eremurus* и *Asphodeline*. У видов древнесредиземноморского рода *Eremurus* (*E. spectabilis* — среднеазиатский, *E. brachystemon* — среднеазиатский) лист широколинейный или линейный, с заметным разрастанием центральной жилки. Виды этого рода приурочены к различным местообитаниям, но наступление вегетации и активный рост листьев приходятся на середину апреля—начало мая на небольших высотах и на конец апреля—конец мая на высотах до 2000 м над ур. м., т. е. совпадают с умеренным температурным и нормальным водным режимами местообитаний. Что же касается видов также древнесредиземноморского рода *Asphodeline* (*A. taurica* — малоазийский, *A. liburnica* — восточно-средиземноморский), то как по морфологии листьев (узколинейные, почти игольчатые, мелкие, треугольные в поперечном сечении, центральная жилка не выделяется), так и по времени вегетации (конец весны—конец лета) и характеру местообитаний (сухие склоны степного типа) их можно считать ксерофитами. Однако структура листа видов родов *Eremurus* и *Asphodeline* практически одинакова и отличается от таковой у видов родов *Merendera* и *Colchicum* только расположением проводящих пучков — они образуют 2 ряда с противоположной ориентацией проводящих тканей, губчатая ткань обычно разрушается с образованием лизигенных полостей (рис. 1, *б*—*г*).

Развитие сходной структуры листа у видов с разной морфологией, фенологией и экологией, но со сходными типами ареалов, которые не выходят за границы области Древнего Средиземноморья (Стефанов, 1926; Гроссгейм, 1940; Введенский, 1963; Flora Europaea, 1980), позволило нам предположить, что описанная структура — не только приспособление к крайне широкой амплитуде условий существования в Древнем Средиземноморье, но и свидетельство происхождения этих родов на территории данного подцарства.

Интересно сравнить структуру листа изученных видов с таковой у видов *Allium* — колоссального рода (500—600 видов) с обширным ареалом, охватывающим Древнее Средиземноморье, Восточную Азию, Северную и Центральную Америку. По происхождению род *Allium* безусловно древнесредиземноморский.

По возможности мы старались изучить виды, принадлежащие к различным подродам (Камелин, 1973). Подрод *Allium* представлен видами *A. vineale*, *A. atroviolaceum*, *A. karsianum*; подрод *Rhizirideum* — *A. victorialis*, *A. albidum*; подрод *Melanocromium* — *A. akaka*, *A. paradoxum*, *A. triquetrum*. Если подроды

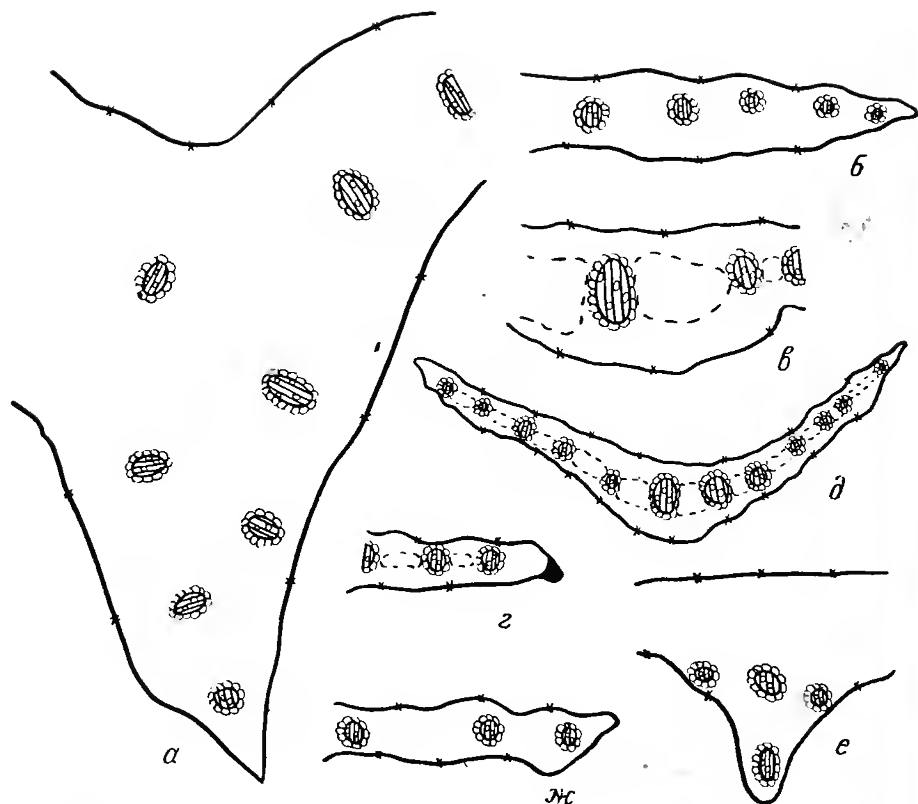


Рис. 2. Схематичное изображение структуры целого листа (*д*), области центральной жил (*а*, *в*, *е*) и края листа (*б*, *г*, *ж*).

а, б — *Nectaroscordum tripedale*; *в, г* — *Agapanthus umbellatus*; *д* — *Ipheion uniflorum*; *е, ж* — *Allium p doxum*. Условные обозначения те же, что на рис. 1.

Allium и *Melanocromium* целиком древнесредиземноморские, то ареалы вид подрода *Rhizirideum* много шире, они охватывают весь Старый Свет, несколь видов встречаются в Северной Америке.

Изученные виды *Allium* по морфологии листьев можно разделить на 3 типа — виды с цилиндрическими, линейными и широколинейными листьями, впло до эллиптических. Структура листьев изученных видов луков в соответств с их современными ареалами (не выходящими за границы Древнего Средиземн морья или близкими к нему), за некоторым исключением, сходна с таков у видов родов *Eremurus* и *Asphodeline*, что подтверждает наше предположен о связи структуры листа с происхождением рода (рис. 1, *а*).

Исключение составляют листья *A. victorialis* (палеарктический, горн вид; лист широкоэллиптический); *A. paradoxum* (гирканский, лесной вид; ли широколинейный, с сильно выраженной центральной жилкой), *A. triquet* (западносредиземноморский вид; лист широколинейный, с выраженной це ральной жилкой). У трех отмеченных видов лист амфистоматный, палисадн паренхима не выражена, однако хлоренхима внутренних слоев отличается субэпидермальной развитыми межклетниками, может разрушаться с образо нием полостей; проводящие пучки располагаются в один ряд, централь жилка отличается от остальных развитием двух (*A. victorialis*) или больш числа проводящих пучков (рис. 2, *е*, *ж*).

Пытаясь понять причину подобного отклонения, мы изучили структуру листьев у видов родственных лукам родов — у древнесредиземноморского *Nectaroscordum*, южноамериканского *Ipheion* и южноафриканского *Agapanthus*.

Nectaroscordum tripedale — атропатено-курдозагросский вид, с плоскими линейными листьями, с заметно выраженной центральной жилкой.

Ipheion uniflorum — эндемик андийской провинции, из местообитаний с сезонным климатом, в условиях оранжереи его узколинейные, нежные листья со слабовыраженной центральной жилкой полностью отмирают на летний период, возобновляются осенью. Растение цветет весной.

Agapanthus umbellatus — из Капской области. Листья вечнозеленые, плоские, линейные, со слабовыраженной центральной жилкой.

Структура листа *Nectaroscordum tripedale* (рис. 2, *а*, *б*) близка к таковой у видов *Allium paradoxum*, *A. triquetrum*. У видов родов *Ipheion* и *Agapanthus* она практически одинакова, но незначительно отличается от таковой у трех отмеченных видов родов *Allium* и *Nectaroscordum* (рис. 2, *в—д*) — лист амфистоматный, с несколькими слоями плотной паренхимы под верхней и нижней эпидермой, паренхима внутренних слоев рыхлая, всегда разрушается с образованием полостей, проводящие пучки располагаются в один ряд, центральный пучок отличается от остальных несколько большими размерами. Попробуем проанализировать полученные данные с привлечением ботанико-географических и систематических сведений.

Allium paradoxum — гирканский реликтовый вид, вместе с *A. triquetrum* и *A. pendulinum* из Западного Средиземноморья являются единственными представителями секции *Briseis* (Камелин, 1973). Большая дизъюнкция ареалов и немногочисленность видов секции — весомое доказательство ее древности.

По Р. В. Камелину (1973), в облике видов *Nectaroscordum* можно видеть черты общего с луками предкового типа, что не лишено оснований, учитывая хотя бы узкоэкологическую приуроченность (Камелин называет этот род лесным; по нашим наблюдениям, род *Nectaroscordum* встречается в достаточно увлажненных местообитаниях, например в расселинах скал в среднем горном поясе) и малочисленность его видов (4) при достаточно широком дизъюнктивном ареале рода (Западное и Восточное Средиземноморье, Малая Азия, Крым, Закавказье, Иран).

Род *Agapanthus* вместе с родом *Tulbaghia* образуют подсем. *Agapanthoideae* сем. *Alliaceae*. Его относительную примитивность в сравнении с типовым подсем. *Allioideae* можно считать доказанной (Камелин, 1973; Takhtajan, 1980; Оганесова, 1986а). Что же касается рода *Ipheion*, то, несмотря на его принадлежность к подсем. *Allioideae*, где наиболее примитивными по морфологическим признакам считаются *Allium* и *Nectaroscordum*, его положение в подсемействе, более того, его принадлежность к этому подсемейству подвергаются сомнению (Оганесова, 1986а). В структуре семенной кожуры *Ipheion* есть много признаков, сближающих его с подсем. *Agapanthoideae*.

Таким образом, все «отклоняющиеся» виды и географически, и систематически можно определить как сравнительно примитивные.

Структура листа у специализированных родов, по происхождению связанных с «флорой вельвичии», но сформированных в условиях Древнего Средиземноморья, довольно специфична и приспособлена к функционированию в этом сложном по климату, рельефу, всему комплексу условий произрастания области. В сходных местообитаниях Южной Африки и Южной Америки виды более примитивных родов *Agapanthus* и *Ipheion* характеризуются малоспециализированной структурой листа, такая же структура характерна для листьев примитивных реликтовых древнесредиземноморских видов *Allium* и *Nectaroscordum*.

Вторая группа сравниваемых видов по происхождению связана с «флорой гинкго».

Все 50 видов рода *Polygonatum* распространены в лесах Северного полуша-

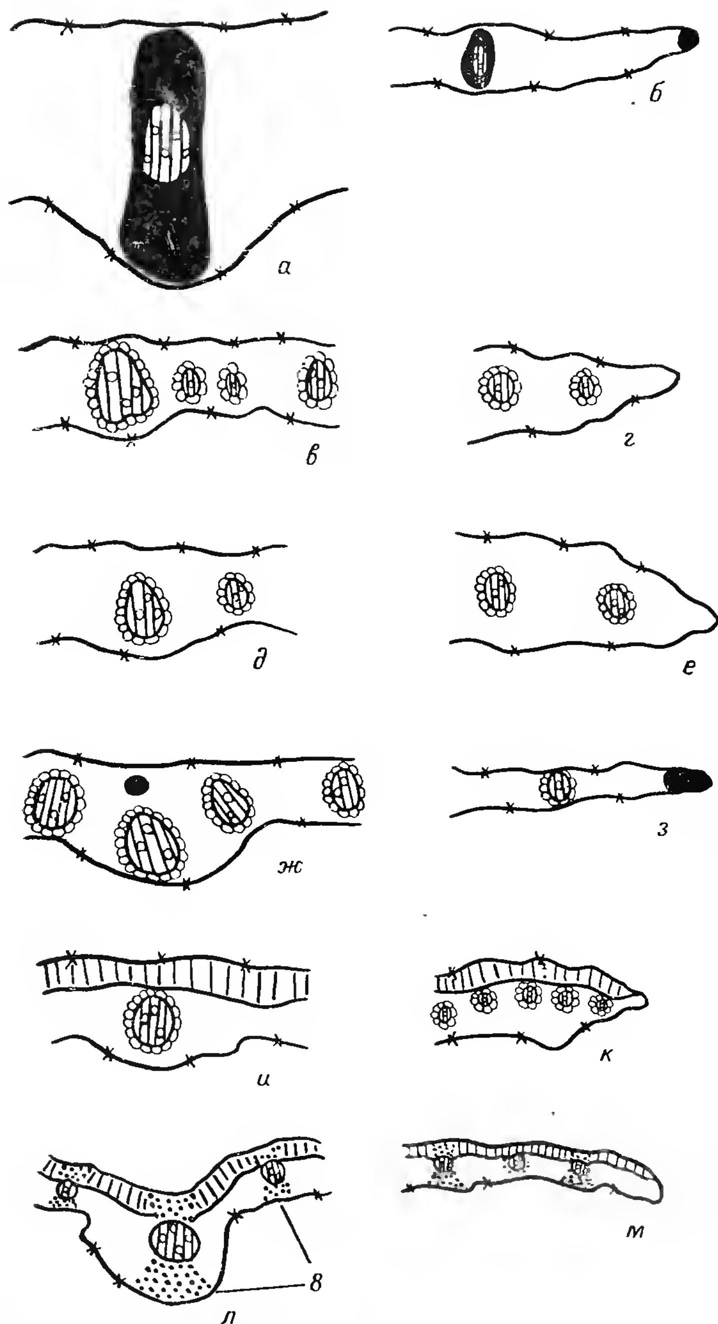


Рис. 3. Схематичное изображение структуры листа в области центральной жилки (*а*, *в*, *д*, *ж*, *и*, *л*) и края листа (*б*, *г*, *е*, *з*, *к*, *м*).

а, *б* — *Convallaria transcaucasica*; *в*, *г* — *Tulipa greigii*; *д*, *е* — *Fritillaria kurdica*; *ж*, *з* — *Aspidistra elatior*; *и*, *к* — *Fritillaria caucasica*; *л*, *м* — *Lilium armenum*. Условные обозначения те же, что на рис. 1. *8* — ко-ленхима.

рия. У изученного кавказского вида *P. glaberrimum* листья эллиптические со слабовыраженной центральной жилкой. Анатомически его структуру можно определить как близкую к таковой у теневого листа. Лист гипостоматный, малослойная хлоренхима составлена округлыми или слегка удлиненными клетками с развитыми межклетниками, встречаются идиобласты с рафидами. Центральная жилка отличается от остальных несколько большими размерами и односторонним развитием колленхимы, у остальных проводящих пучков обкладка хлоренхимная.

У 5—7 видов рода *Convallaria* сходный с видами рода *Polygonatum* ареал — леса умеренной зоны Северного полушария. У изученного кавказского вида *C. transcaucasica* листья широкоэллиптические, с более или менее выраженной центральной жилкой. Лист амфистоматный, хлоренхима из эллиптических клеток с небольшими межклетниками, в области центральной жилки межклетники большие, ткань более рыхлая. Центральная жилка отличается от остальных несколько большими размерами и более значительным развитием двусторённесекущей (Мокеева, 1948) механической обкладки, особенно над флоэмой. Обкладка остальных пучков также двусторённесекущая, склеренхимная (рис. 3, *а*, *б*).

Все 8 видов рода *Aspidistra* распространены в лесах Восточной Азии. Изученный вид *A. elatior* произрастает в Японии, у него крупный широкоэллиптический лист с выраженной центральной жилкой. По структуре лист амфистоматный, с немногослойной основной паренхимой, составленной овальными клетками с небольшими межклетниками, среди которых встречаются редкие идиобласты с рафидами. Близ центральной жилки паренхима более рыхлая, а проводящий пучок крупнее остальных латеральных пучков. Над ним, под наружной эпидермой развивается тяж склеренхимных клеток. Такой же тяж развивается по краю листа. Хлоренхимная обкладка других проводящих пучков практически не отличается от остальной паренхимы листа (рис. 3, *ж*, *з*).

Все 80 видов рода *Lilium* распространены в умеренной зоне Северного полушария. Дополним данные по ранее изученным нами видам (Оганезова, 1986б) *L. armenum* (северо-атропатенский) и *L. schovitsianum* (малоазийско-кавказский) некоторыми сведениями. Эти виды встречаются как на субальпийских лугах, так и в лесу. Листья у них эллиптические с выраженной центральной жилкой. Структура листа — как у типичного мезофильного растения. Лист гипостоматный, с одним слоем палисадной ткани. Проводящие пучки с колленхимной обкладкой, клетки которой почти не утолщены. В пластинке листа чередуются более мелкие и более крупные пучки. У первых обкладка в виде нескольких клеток колленхимы, окружающих пучок, у вторых — это двусторённесекущая обкладка. Выступ центральной жилки образован скоплением колленхимы, по объему центральный проводящий пучок почти не отличается от остальных (рис. 3, *л*, *м*).

В роде *Fritillaria* около 85 видов, распространенных в умеренной зоне Северного полушария. *F. lutea* — восточно-средиземноморский горный вид, встречается в альпийском поясе, *F. caucasica* — малоазийско-кавказский, распространен от среднего до верхнего горных поясов, *F. kurdica* — атропатено-курдо-загросский, также распространен от среднего до верхнего горных поясов. У всех изученных видов листья — от эллиптических до почти линейных, центральная жилка не выражена. Наименее дифференцированная структура листа у *F. lutea* — он амфистоматный, с крупными клетками хлоренхимы, развитыми межклетниками, наиболее крупные клетки внутренних слоев иногда разрушаются с образованием лизигенных полостей. Проводящие пучки с хлоренхимной обкладкой, центральный пучок немного крупнее остальных. У *F. caucasica* наружный субэпидермальный слой составлен слегка радиально вытянутыми клетками, их можно назвать палисадной тканью, хлоренхима внутренних слоев рыхлая, с развитыми межклетниками, в остальном отличий от структуры листа

F. lutea нет. В листе *F. kurdica* сходная структура, но подобия палисадной ткани нет, под верхней и нижней эпидермой располагаются по 3 слоя плотных округлых клеток хлоренхимы (рис. 3, *д*, *е*, *и*, *к*).

Олиготипный род *Rhinopetalum* (5—6 видов) чрезвычайно близок к роду *Fritillaria*, более того, некоторыми авторами его самостоятельность не признается и виды этого рода включаются в состав последнего (Wendelbo, 1977). Общее распространение — Закавказье, Северный Иран до Копет-Дага и Афганистан, Гиндукуш. Оба изученных вида — *R. stenantherum* и *R. bucharicum* — по ареалу среднеазиатские, горные, первый приурочен к высотам 1000—1100 м над ур. м., второй встречается на высотах от 900 до 2400 м над ур. м. Лист эллиптический или почти линейный, средняя жилка не выделяется. Структура листа сходна с таковой у *Fritillaria kurdica*. У *R. bucharicum* часть хлоренхимы внутренних слоев разрушается с образованием лизигенных полостей.

В роде *Tulipa* около 100 видов, распространенных в умеренной Евразии, видовое разнообразие приходится на степи Центральной и Средней Азии. Ранее мы публиковали данные по структуре листа видов *T. biflora* (иранский), *T. juliae* (атропатенский), *T. sosnowskyi* (североатропатенский), *T. greigii* (среднеазиатский, горный) (Оганезова, 1986б). У этих видов лист варьирует от широкоэллиптического до эллиптического или даже почти линейного (*T. biflora*). Хлоренхима дифференцирована слабо, субэпидермальные слои более мелкоклеточные и плотные, чем внутренние. Обкладка проводящих пучков хлоренхимная (рис. 3, *в*, *г*). Однако в литературе есть данные об иной структуре листа у *T. regelii* (Романов, 1952), у которого под тангентально вытянутыми клетками субэпидермального слоя, располагающегося под верхней и нижней эпидермой, развивается весьма своеобразное подобие палисадной ткани — широкие клетки с радиально развитыми лопастями; хлоренхима внутренних слоев также лопастная, но здесь лопасти развиваются во всех направлениях. И. Д. Романов считает подобную структуру листа признаком специализации этого реликтового вида, у которого развивается только один ассимилирующий лист.

Таким образом, среди средиземноморских видов родов, генетически связанных с мезофильной «флорой гинкго», включая род, максимум видового разнообразия которого приходится на территорию Древнего Средиземноморья (*Tulipa*), а также род, ареал которого не выходит за границы этого подцарства (*Rhinopetalum*), характеризуются слабо дифференцированной структурой листа, подобной таковой у некоторых реликтовых древнесредиземноморских видов *Allium* и *Nectaroscordum*, а также примитивных родов *Agapanthus* и *Ipheion* из Южной Африки и Южной Америки и лесных многолетних трав Восточной Азии (*Aspidistra*).

Обсуждение

Для изученных видов и родов, сформировавшихся на территории Древнего Средиземноморья, которые по своей биологии, морфологии и фенологии достаточно близки (все относятся к эфемероидным многолетним травам), но по происхождению связаны с двумя разными флористическими центрами, характерны листья трех структурных типов.

Первый тип распространен только среди экологически специализированных видов родов, генетически связанных с «флорой вельвичии». Характеризуется следующими особенностями: лист амфистоматный, изопалисадный, с плотными тканями, губчатая ткань может разрушаться с образованием лизигенных полостей. Вслед за Василевской мы называем его средиземноморским типом структуры листа (Оганезова, 1986б). Рис. 1.

Второй тип из числа изученных видов встречается только у видов *Lilium* и *Fritillaria caucasica* (оба рода генетически связаны с «флорой гинкго»). Лист

обычно гипостоматный (у *Fritillaria caucasica* — амфистоматный), дорсовентральный, палисадная ткань однослойная, губчатая — рыхлая, обкладка пучков колленхимная. Обычно его называют мезофильным структурным типом. Рис. 3, *и—м*.

Третий тип характерен для абсолютного большинства изученных видов, генетически связанных с «флорой гинкго», вне зависимости от их экологии и жизненной формы; встречается также среди реликтовых видов родов *Allium*, *Nectaroscordum*, у видов капского *Agapanthus* и южноамериканского *Ipheion*. Структурно близок к «теневым» листьям (если развиты межклетники) или же к структуре еще не сформированных листьев (если межклетники небольшие). Исходя из характера его неспецифического распространения и отсутствия специализированных структурных признаков, мы называем его экологически неспецифичным структурным типом листа. Рис. 2; 3, *а—з*.

Такое распределение структурных типов листа дало нам основание предположить, что средиземноморский структурный тип возник на территории Древнего Средиземноморья в результате длительной экологической специализации листа у видов родов, генетически связанных с «флорой вельвичии», что подтверждается общим ксероморфным направлением специализации всей этой флоры. Структурный тип листа, характерный для видов родов *Agapanthus* и *Ipheion*, мы считаем исходным для средиземноморского структурного типа. Формирование последнего можно представить как надстройку в онтогенезе, это тем более вероятно, что рост в нем части клеток в радиальном направлении приурочен к последним стадиям формирования листовой пластинки.

Что же касается видов из «флоры гинкго», то большая их часть характерна для лугов и лесов (виды родов *Polygonatum*, *Lilium*, *Convallaria*, *Aspidistra*), которым полностью соответствует мезоморфная структура их листьев. Виды же таких родов, как *Tulipa*, *Fritillaria*, *Rhinopetalum*, встречаются на разных высотах, в самых разных растительных сообществах, включая степь, фриганоиды, пестроцветы. Структура листа при этом у них остается практически неизменной, очень близкой к таковой у лугово-лесных родов. Таким образом, виды *Tulipa*, *Fritillaria*, *Rhinopetalum* даже в таких ксерофитных растительных сообществах, как фриганоиды и шибляк, сохраняют мезофильную или теневую структуру листа, что безусловно свидетельствует о их происхождении от первоначально мезофильных форм и о том, что их современные экотипы и растительные сообщества для них вторичны. Кроме того, становится еще более очевидным экологическая неспецифичность, неспециализированность подобной структуры листа, тем более что такой структурный тип встречается и среди примитивных представителей в целом ксерофитной «флоры вельвичии».

В связи с этим возникает вопрос, можно ли назвать этот структурный тип примитивным? Если понимать примитивность как неспецифичность, неспециализированность, что предполагает широкую амплитуду встречаемости этого структурного типа, — то можно. Что же касается того, насколько этот признак сопряжен с общим направлением эволюции, то ответ может дать только специальное исследование. При этом для каждого семейства необходимо проводить отдельное исследование, учитывая его историю и особенности флористических комплексов, в пределах которых оно эволюирует.

В заключение можно сказать, что морфолого-анатомические особенности листа связаны не только с историей формирования отдельных видов (Василевская, 1954; Василевская, Антонова, 1978), но и со всей историей рода. Опираясь на особенности структуры листа, из изученных видов лилейных мы выделили виды и роды, которые развивались в составе ксерофитных комплексов, специализируясь к широкой амплитуде условий среды, характерной для территории Древнего Средиземноморья (виды родов *Colchicum*, *Merendera*, *Eremurus*, *Asphodeline* и др.), а также виды и роды, для которых эти ксерофитные сообщества безусловно вторичны и в которых они занимают узкую мезофильную

нишу (виды рода *Fritillaria* и др.). Выявлены также реликтовые и прогрессирующие виды (виды родов *Allium* и *Nectaroscordum*).

Анализ особенностей листа показал, что выделенные нами 3 структурных типа можно разделить на экологически специфичные и экологически неспецифичные. Экологически неспецифичный тип листа имеет чрезвычайно широкое распространение в самых разных экологических условиях, в том числе в очагах «флоры гинкго» и «флоры вельвичии», что нам кажется весомым аргументом его примитивности.

Полученные сведения во многом совпадают и дополняют данные систематики и ботанической географии, демонстрируют плодотворность подобного рода исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 183 с. — *Василевская В. К.* Особенности анатомического строения некоторых растений Центрального Казахстана. — Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, Геоботаника, 1965, вып. 17, с. 125—134. — *Василевская В. К., Антонова И. С.* К вопросу о пластичности строения листа. — Тр. Петергофского биол. ин-та ЛГУ, 1978, № 27, с. 3—32. — *Введенский А. И.* Семейство *Liliaceae*. — В кн.: Флора Таджикской ССР. Т. 2. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 178—290. — *Генкель П. А.* Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. — Тр. Ин-та физиол. раст., 1946, т. 5, вып. 1, с. 1—238. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. Т. 2. Баку: АзФАН, 1940. 284 с. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л.: Наука. 1973. 335 с. — *Мокеева Е. А.* К методике изучения анатомии листа. — Изв. АН УзССР, 1948, № 1, с. 17—19. — *Оганезова Г. Г.* Морфолого-анатомические особенности плода и семени некоторых представителей подсемейства *Allioideae* (*Liliaceae*) в связи с систематикой и филогенией. — Бот. журн., 1986а, т. 71, № 3, с. 300—310. — *Оганезова Г. Г.* Некоторые данные по анатомии, экологии и биологии рода *Merendera* (*Liliaceae*). — Бот. журн., 1986б, т. 71, № 7, с. 860—870. — *Попов М. Г.* Основные черты истории развития флоры Средней Азии. — В кн.: Попов М. Г. Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Т. 1. Киев: Наук. думка, 1983. с. 68—116. — *Романов И. Д.* К анатомии реликтовых растений. Анатомия листа *Tulipa* Regelii. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1952, т. 57, № 1, с. 79—87. — *Сагателян А. А.* Географический анализ флоры Мегринского района Армянской ССР. — Бот. журн., 1981, т. 66. № 5, с. 650—662. — *Стефанов Б.* Монография на рода *Colchicum*. София, 1926. 100 с. — *Flora* Europaea. Cambrige: Univ. Press, 1980, vol. 5. 452 p. — *Takhtajan A. L.* Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). — Bot. Rev., 1980, vol. 46, N 3, p. 226—359. — *Tschirch A.* Über einge Beziehungen des anatomichen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort. — Linnaea, n. F., 1880—1882, N 9, S. 93—134. — *Volkens G.* Zur. Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischen Bau der Vegetationsorgane. — Jahrb. Regel Bot. Gart. Berlin, 1884, N 3, S. 43—49. — *Wendelbo P.* Tulips and Irises of Iran and their relatives. Tehran: Bot. Inst., 1977. 83 p.

Институт ботаники АН АрмССР.
Ереван.

Получено 6 IV 1987.

УДК 582.998 (571.6) Бот. журн., т. 73, № 4

Д. Д. Басаргин

ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАРПОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *SAUSSUREA* (*ASTERACEAE*) ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

D. D. BASARGIN. VARIABILITY OF CARPOLOGICAL FEATURES IN SOME SPECIES OF THE GENUS *SAUSSUREA* (*ASTERACEAE*) FROM THE FAR EAST

Исследована фенотипическая изменчивость некоторых карпологических признаков 8 видов рода *Saussurea*, распространенных на советском Дальнем Востоке. Анализировали 3 типа количественных признаков: непрерывные, дискретно-непрерывные и дискретные.

Совокупность этих признаков составляют метрические данные (линейные размеры семянок и хохолков), цветовая градация наружной поверхности семенной кожуры и направленность линейных элементов поверхностной структуры семянок относительно центральной продольной оси плода (DL-морфы). Сравнительная характеристика непрерывной изменчивости признаков показывает, что ряды гетерокарпии у видов по некоторым параметрам не совпадают, т. е. обладают чертами видоспецифичности. Обсуждаются новые данные о сходстве и различиях исследуемых видов соссюреи.

Исследования систематики рода *Saussurea* DC. свидетельствуют об имеющихся трудностях таксономического разграничения некоторых представителей данного рода (Nakai, 1952; Липшиц, 1960, 1962, 1979; Ohwi, 1965; Kitagawa, 1979; Ворошилов, 1982). С. Ю. Липшиц (1979) особо подчеркивал, что род *Saussurea* обладает огромной пластичностью, неустойчивостью большинства признаков. Эти факторы, как известно, затрудняют решение наиболее важных узловых таксономических проблем рода, характеризующегося относительной молодостью и находящегося на современном этапе эволюции в состоянии интенсивного формообразования.

Соссюреи Дальнего Востока характеризуются в целом теми же общими чертами, которые присущи подавляющему большинству видов рода. Одна из них выражается в наличии у таксонов незначительного числа четких стабильных признаков. Естественные процессы гибридогенеза и, вероятно, апомиксиса усложняют общую картину полиморфизма признаков у соссюрей. У большинства видов рода исключительно высока степень пластичности органов вегетативной системы. На этот факт обращало внимание большинство исследователей. Интерес же к генеративным органам, особенно к карпологическим признакам, оказался как-то вне внимания ботаников. Например, в определителях растений Дальнего Востока сведения о диагностических признаках соссюрей не охватывают ряд черт, характеризующих семянки (Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1982), а Липшиц (1960) даже склоняется к суждениям о таксономической малоинформативности карпологических признаков соссюрей. В связи с этой ситуацией нами была поставлена задача попытаться выяснить специфику изменчивости карпологических признаков, т. е. дать ответ на вопрос, как эта изменчивость отражает картину таксономической дифференциации видов рода Saussurea?

Объекты исследования. I. Subgen. *Saussurea*. Sect. *Laguranthera* (C. A. Mey. ex Endl.) Lipsch.: *S. maximowiczii* Herd. Sect. *Saussurea*. Subsect. *Cordifoliae* Lipsch.: *S. grandifolia* Maxim., *S. triangulata* Trautv. et Mey. Subsect. *Saussurea*: *S. amurensis* Turcz., *S. nupuripoensis* Miyabe et Miyake, *S. parviflora* (Poir.) DC., *S. pseudotilesii* Lipsch. II. Subgen. *Theodorea* (Cass.) Lipsch., sect. *Theodorea*, subsect. *Theodorea-vera* Kitam., ser. *Pulchellae* Lipsch.: *S. pulchella* (Fisch.) Fisch.

Материал и методика

В отечественных гербариях (LE, MHA, MW, NS, TK, VLA, WILR) изучены гербарные образцы видов рода *Saussurea*. Сбор материалов (гербарий, корзинки со зрелыми семянками, фиксация параметрических данных растений in situ) выполнен в течение 1981—1986 гг. Полевые экспедиционные исследования проводили в географических районах распространения изучаемых видов рода *Saussurea* на советском Дальнем Востоке. Семянки с растений каждого вида собирали в 3—8 географических пунктах распространения с учетом разнообразия экотопов. Отбор семянок из популяций растений для составления эмпирических случайных выборок (объем N=500) выполнен по специальной методической схеме эксперимента. В целях повышения уровня репрезентативности эмпирических выборок с каждого отдельного растения отбирали по 10—15 семянок из 2—3 центральных корзинок 5—20 растений локальных микропопуляций

ТАБЛИЦА 1

Непрерывная изменчивость А—Р-морф видов рода *Saussurea*

№ п/п	Вид	V	DL	А-морфы	3	4	5	6	7	8	μ	Р морфы	6	7	8	9	10	11	12	μ
1	*S. pulchella*	11	0.8	5	85	303	107	—	—	—	3.06	—	11	233	195	61	—	—	—	3.24
2	*S. amurensis*	13	0.6	6	224	258	12	—	—	—	2.72	—	—	2	31	230	193	44	—	3.65
3	*S. parviflora*	15	2.1	7	111	187	183	12	—	—	3.80	8	121	328	43	—	—	—	—	2.96
4	*S. triangulata*	17	0.2	—	133	171	133	58	5	—	4.24	—	—	6	71	229	163	31	—	4.00
5	*S. nupuripoensis*	19	0.6	6	193	206	75	20	—	—	3.84	—	—	24	117	209	118	32	—	4.37
6	*S. maximowiczii*	21	—	—	13	94	162	180	51	—	4.33	—	—	31	139	199	128	3	—	4.00
7	*S. pseudotilesii*	25	1.0	—	12	100	137	134	93	24	5.24	—	—	—	34	189	161	87	29	4.41
8	*S. grandifolia*	26	0.8	—	72	117	236	65	10	—	4.37	—	—	10	75	159	160	81	15	4.97
	Σ			24	843	1436	1045	469	159	24		8	132	634	705	1276	923	278	44	

Примечание. Σ — суммарная частота; *V* — число А ↔ Р-морф (вариант) в выборке; DL — численный (в %) состав DL-морф семянок в выборке; А и Р — абсолютные частоты соответствующих морф в пределах 2—9 и 5—13 мм; μ — показатель меры, оценивающей степень внутривидового разнообразия.

в каждом географическом пункте. В обработке массивов исходных количественных эмпирических данных руководствовались некоторыми методическими приемами Л. А. Животовского (1979, 1982). В данном исследовании основной методологический подход к анализу признаков опирается на современные представления о том, что важны не столько исходно выделяемые первичные признаки, сколько различные комбинации (группы) их, т. е. суперпризнаки (Животовский, 1984). Такие системы признаков мы называем дескрипторами, обозначая их символом DS.

В нашем исследовании объектом анализа является 4-компонентный дескриптор DS (a, b, c, d), а именно DS (A, P, c, D—L-), где A — длина семянки, P — длина хохолка по внутренним щетинкам (в мм), c — окраска наружной поверхности семенной кожуры, DL — энантиоморфы. В принятой символике знаки являются начальными буквами соответствующих латинских слов: A — achenium, семянка; P — pappus, хохолок; c — color, окраска, цвет; D — dextram, правый; L — laevus, левый. Ширина разрядов в статистической совокупности для ΔA и ΔP равна 1 мм. Для удобства измерения длины хохолков их предварительно размачивали в теплой воде в целях выпрямления внутренних щетинок. A—P-компоненты — непрерывные (метрические) признаки, варьирование которых характеризует непрерывную изменчивость видов. Функционал A ↔ P отражает определенное корреляционное отношение. Это важный параметр анализируемых эмпирических выборок. Цветовая градация наружной поверхности семенной кожуры (c-компонент) — дискретно-непрерывный признак в четы-

рех вариантах. Варьирование окраски семянок, возможно, в какой-то степени связано с разными стадиями их зрелости, но просмотр массового материала показывает цветовую дифференциацию зрелых семянок у всех видов. По балловой оценке выделяются 4 основные цветовые группы семянок; 1 — различные оттенки грязновато-серовато-полубелой окраски, 2 — темновато-пепельно-белесые тона, 3 — соломенно-рыжевато-темно-коричневые вариации до черновато-фиолетовых оттенков, 4 — темно-фиолетовые тона до почти черного цвета.

DL-компонент — дискретный признак, выражающийся в том, что поверхностные структурные линейные элементы семянок могут иметь DL-направления относительно продольной центральной оси плода. Отсутствие поворотов (прямолинейность) обозначается индексом O, а D- и L-морфы — соответственно индексами 1 и 2. Конкретный дескриптор DS (A, P, c, D—L-), например DS (5, 9. 2, 0), расшифровывается однозначно: 5 — варьирование A в пределах 5—6 мм, 9 — варьирование P в пределах 9—10 мм, 2 — темновато-пепельно-белесый цвет, O — структуры прямолинейны.

Касаясь характеристики DL-компонента, важно отметить одно из основных свойств, связанных с анемохорией. Хохолок (летучка) семянки у соссюрей — своеобразный летательный аппарат, обеспечивающий перенос семянок в пространстве. Характерно, что при падении семянки, парашютируя, вращаются вокруг своей оси строго в определенном (DL)-направлении. Количественное соотношение лево- и правовращающихся семянок близко к 1 : 1. Вращательное движение семянки, опускающейся на субстрат, обусловлено гармоничной взаимосвязанностью DL-структур самой семянки и хохолка. Собственно, A—P-морфосистема по своей физической (механической) конструкционной цельности является единой аэродинамической системой. В этом и заключается основная функциональная особенность DL-компонента. В данной работе мы рассматриваем только визуально обнаруживаемые DL-морфы семянок (в целом A—P-изомерия нуждается в специальном исследовании).

Иллюстрируемая в табл. 1 общая картина непрерывной изменчивости видов соссюрей по A—P-компонентам отражает некоторые своеобразные черты межвидовой дифференциации. Прокомментируем вкратце содержание приводимой таблицы. Виды указываются (сверху вниз) в порядке возрастания показателя V — числа вариант A ↔ P (функционал двух переменных) в статистической совокупности, представленной эмпирической выборкой (N=500). Виды, перечисленные в табл. 1, в дальнейшем будем обозначать символами, соответствующими порядковым номерам: S_1, S_2, S_3 и т. д. Например, S_4 — это *Saussurea triangulata* (согласно табл. 1). Табличные данные показывают, что наименьший показатель V у S_1 — представителя подрода *Theodorea*, а наибольшие — у S_7 и S_8 — представителей подрода *Saussurea*. По численности DL-морф семянок в выборках значительно выделяется S_3. Матрицы A×P в выборках представляются в следующем виде:

$S_1 - 4\times4$; $S_2 - 4\times5$; $S_3 - 5\times4$; $S_4 - 5\times5$; $S_7 - 6\times5$; $S_8 - 5\times6$.
$S_5 - 5\times5$
$S_6 - 5\times5$

На основе определенных требований, предъявляемых к мере, оценивающей степень внутривидового разнообразия, нами применен показатель $\mu = \left(\sum_{i=1}^{m}\sqrt{p_i}\right)^2$, где p_i — частота морф, m — число морф в выборке. Показатель μ оценивает среднее число морф в выборке (Животовский, 1979, 1982). Из табл. 1 видно, что предел варьирования показателя μ у семянок равен 2.52, а у хохолков — 2.1, т. е. диапазон непрерывной изменчивости A-признака шире, чем у P-признака. Но если виды сравнивать по наименьшим (—) и наибольшим (+) показателям μ для A и P, то получается следующая раскладка:

	A	P
S_1, S_2, S_5, S_8	–	+
S_3, S_4, S_6, S_7	+	–

т. е. у половины видов более изменчивы хохолки, а у другой половины — семянки. Наименьшая разница показателей μ для А и Р установлена у S_1, а наибольшая (0.93) — у S_2. В целом наблюдается некое равновесие в непрерывной изменчивости А—Р-параметров.

По показателям отношений А : Р также обнаруживаются своеобразные черты межвидовой дифференциации (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Видовые пределы варьирования отношений А : Р

№ п п	Вид	I	II	n
1	*S. pulchella*	0.29—0.67	0.29—0.57	76.8
2	*S. amurensis*	0.22—0.57	0.30—0.50	97.4
3	*S. parviflora*	0.29—0.83	0.40—0.70	89.0
4	*S. triangulata*	0.30—0.77	0.30—0.50	68.0
5	*S. nupuripoensis*	0.20—0.57	0.30—0.50	86.8
6	*S. maximowiczii*	0.30—0.88	0.30—0.70	86.0
7	*S. pseudotilesii*	0.30—0.88	0.30—0.70	87.2
8	*S. grandifolia*	0.30—0.86	0.30—0.70	95.0

Примечание. I — общий предел варьирования отношений А : Р, II — основной предел варьирования отношений А : Р, n — численный (в %) состав семянок основного предела варьирования отношений А : Р.

Некоторые пары видов обладают близкими по значениям показателями изменчивости и сходства, например пара S_6—S_7, хотя члены этой пары относятся к разным секциям. Заметным сходством по значениям V и А : Р обладают члены пары S_7—S_8, относящиеся к разным подсекциям sect. *Saussurea*. Кроме того, у S_7 и S_8 почти равные по «длине» (соответственно 66 и 67 членов) комбинационные ряды, представленные дескрипторами-комбинантами DS(C):

S_7 DS(C) [(6, 10, 3, 0), (5, 9, 2, 0), (4, 10, 2, 0), ..., (4, 8, 4, 0)]$_{66}$,

S_8 DS(C) [(6, 8, 1, 0), (5, 8, 1, 0), (4, 9, 2, 0), ..., (4, 11, 2, 0)]$_{67}$.

Однако сравнение количественных соотношений общих членов комбинационных рядов данной пары видов показывает, что S_7 и S_8 имеют соответственно 63.6 и 36.4 % идентичных комбинант C, т. е. различие существенно. Для сравнения комбинационных рядов применили также формулу $r=\sum_i \sqrt{p_i q_i}$, где p_i и q_i — частоты общих морф в сравниваемых выборках, т. е. показатель r оценивает сходство видов (популяций) по частотам морф (Животовский, 1982). Вычисленный показатель сходства членов пары S_7—S_8 оказался r=0.38, т. е. явно низким. Меры разнообразия μ, учитывая полные комбинационные ряды, следующие: для S_7 μ=30.47, а для S_8 μ=14.36. Таким образом, в этом исчислении S_7 значительно превосходит S_8 по показателям изменчивости. Но с другой стороны, наблюдается противоположная картина. Например, те же члены пары S_7—S_8 по числу вариант А ↔ Р в выборке различаются только отсутствием 9 общих членов, а сходство сравниваемых выборок довольно значительное: r=0.84. Меры разнообразия выборок S_7 и S_8 соответственно есть μ=16.48 и 15.90, т. е. эти показатели свидетельствуют о поразительном сходстве рядов гетерокарпии членов данной пары.

Обращают на себя внимание близкими значениями показателей μ члены другой пары, S_4—S_6 (табл. 1), относящиеся к разным секциям подрода Saussurea. Однако показатель сходства сравниваемых таксонов по общим членам комбинационных рядов очень низкий (r=0.22), но по общим вариантам A ↔ P в выборке сходство «среднего» уровня (r=0.68). Получается, что по одним аллометрическим параметрам значительно различие, а по другим — сходство.

Первичный анализ фактических данных, включенных в табл. 2, показал, что для видов рода *Saussurea* характерна общая закономерная тенденция тяготения значений отношений A : P к величине 0.50. Можно полагать апостериори, что этот показатель в целом для видов является оптимальным, т. е. длина хохолка должна превышать длину семянки в среднем в 2 раза. Это подтверждается модальными частотами в пределах варьирования A=4÷5 мм (36 %) и P=9÷10 мм (32 %), а также соответственно A=4÷6 мм (62 %) и P=9÷11 мм (56 %) (табл. 1). Очевидно, семянки, для которых характерны показатели отношений A : P, близкие к 0.50, обладают более эффективными аэродинамическими свойствами, что способствует оптимизации условий анемохории. Этот фактор сам по себе является исключительно важным для поддержания жизнеспособности популяций, для прогресса которых необходима жизненная устойчивость в занятой эконише. Одним из условий такой устойчивости является эффективное распространение семянок. Легковесные семянки несомненно обладают определенными преимуществами в дальности перелета, как это можно наблюдать у S_2. Пока неясен механизм формообразования A—P-комплекса как единой «летающей» системы, но априорно можно полагаться на гипотезу, что естественный отбор в роде *Saussurea* каким-то способом поддерживает тенденцию обеспечения видам максимальной дальности полета их зрелых семянок, структура которых в ходе эволюции совершенствовалась в направлении повышения летных качеств.

Цветовую градацию (изменчивость с-признака) у семянок соссюрей можно представить на уровне вычленения четырех основных цветовых групп (табл. 3). Как видно из табл. 3, по доминирующим цветовым группам выделяются 4 класса: 1) S_1, S_2, S_8; 2) S_4, S_7, 3) S_3, S_5; 4) S_6. Оригинальна цветовая особенность у S_5 и S_6, причем только у S_6 доминирует с-2. У других видов наблюдается совпадение по цветовым баллам. Например, далекие друг от друга по родству S_1, S_2 и S_8 обладают совпадающими с-группами, а именно с-1, 2, . . ., 4. Случайно ли это? По-видимому, нет. У зрелых семянок всех видов (за исключением S_6) дефинитивной окраской является с-4. В зависимости от различной стадии зрелости семянки несомненно характеризуются разной окраской, но последовательный переход от одной окраски к другой у зрелых семянок каждого вида сохраняет устоявшиеся индивидуальные черты. Например, у S_1 и S_8 наблюдается наиболее «короткий» переход через цвет 3 от 2 к 4. И наоборот, у S_4 и S_7 переход через 3 от 2 к 4 является значительно «растянутым». Только у S_3 переход от 1 к 4 выглядит в порядке последовательно возрастающих ступеней. В популяциях S_3 и S_6 семянки фактически относятся к двум цветовым группам, а S_5 является классическим примером двуцветности. Если в популяциях S_3 низкая частота семянок с цветом 1 и 2, то у S_6, наоборот, низкочастотными являются группы с-3, 4.

Приведенные данные (табл. 3) показывают, что каждый вид имеет свой, только ему присущий цветовой дескриптор. Хотя с-признаки характеризуются значительными пределами фреквенции и их роль как дискриминаторов первоначально представляется нечеткой, в действительности же общие черты цветовой дифференциации зрелых семянок у видов генетически детерминированы. Таксономическая значимость с-признаков не вызывает сомнений.

Очевидно, с-признак по своей генофенетической природе является нейтральным, неадаптивным. Естественный отбор обнаруживает индифферентность в отношении этого признака. При проращивании семянок, относящихся к раз-

ТАБЛИЦА 3

Цветовые градации семянок видов рода *Saussurea* (фреквенция с-признака)

№ п/п	Вид	Цветовая группа				Основные цветовые группы
		1	2	3	4	
1	*S. pulchella*	272	308	050	370	1, 2, . . ., 4
2	*S. amurensis*	454	320	090	136	1, 2, . . ., 4
3	*S. parviflora*	042	096	260	602	. . ., . . ., 3, 4
4	*S. triangulata*	006	118	500	376	. . ., 2, 3, 4
5	*S. nupuripoensis*	002	002	338	658	. . ., . . ., 3, 4
6	*S. maximowiczii*	264	608	092	036	1, 2, . . ., . . .
7	*S. pseudotilesii*	066	274	526	134	. . ., 2, 3, 4
8	*S. grandifolia*	428	388	018	166	1, 2, . . ., 4

Примечание. При показателях относительной частоты нуль целых опущен, подчеркнуты модальные с-группы.

ным цветовым группам, нами не было обнаружено заметное преимущество (в % всхожести) ни у одной группы. Для выяснения затрагиваемого вопроса мы провели опыты в разных вариантах, но результаты оказались однозначными, не поддающимися корректной интерпретации вследствие разной всхожести семянок однородной цветовой группы. В связи с этим возникает закономерный вопрос, имеется ли вообще у соссюрей взаимосвязь между окраской семянок и их способностью к прорастанию? Если эта связь существует, то, возможно, представляет собой пример слабой корреляции. Разнокачественность семянок обусловлена совокупностью многих генетико-физиологических факторов.

Фактические данные (табл. 1—3) свидетельствуют, что явления параллелизма и конвергенции не настолько редкие, чтобы ими можно было пренебречь. Особо обращает на себя внимание тот факт, когда сравниваемые виды имеют черты сходства по некоторым аллометрическим показателям признаков при каком-нибудь конкретном методическом подходе анализа, но в иной системе анализа эти же признаки показывают значительные межвидовые различия. Парадоксальная ситуация — одни и те же признаки с разных позиций их анализа могут дать противоречивую информацию о таксонах (сходство, различие, неопределенные состояния). Неудивительно, почему может сформироваться ошибочное суждение, допустим, о сходстве таксонов с точки зрения оценки близких значений каких-нибудь параметров при одностороннем подходе к анализу сравниваемых сложных признаков. Такой фактор эволюции, как например гетеробатмия признаков, исключает возможность однозначной интерпретации их роли в эволюционной судьбе таксонов. Поэтому в исследованиях фенетики популяций отдельных видов факты убеждают в том, что иногда соотношения фенов показывают наибольшее сходство не близкородственных, а далеких по родству видов. При этом всегда следует иметь в виду, что отбор оперирует не отдельными признаками, а их комплексами (группами). Изучение интегрированных групп фенов — наиболее эффективное средство в исследовании дифференциации и интеграции таксономических систем. Но при этом надо сделать оговорку, что не всякие группы фенов или их комбинации могут служить в качестве безупречных аргументов в толковании дискриминантных характеристик таксонов любого ранга.

В заключение сформулируем основной вывод: таксономическая дифференциация по карпологическим признакам исследованных 8 видов рода *Saussurea*

распространенных на советском Дальнем Востоке, характеризуется определенными чертами видоспецифичности. Результаты изучения фенотипической изменчивости количественных признаков генеративной системы соссюрей показывают своеобразие у видов рядов гетерокарпии. Полученные нами фактические данные убеждают, что исследование карпологических признаков соссюрей может дать ценную таксономическую информацию. Методологический подход в таксономии с точки зрения расширения дескрипторной основы как маркера полигенных систем представляется перспективным. В данном подходе откроют широкие возможности теоретико-групповые методы анализа.

ЛИТЕРАТУРА

Басаргин Д. Д. *Saussurea amurensis* Turcz. — В кн.: Список растений Гербария флоры СССР. Т. 23, вып. 120. Л.: Наука, 1982, с. 45. — *Басаргин Д. Д.* Таксономия двух видов рода *Saussurea* (*Asteraceae*) Камчатской области. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 5, с. 596—603. — *Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И.* Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 490 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Животовский Л. А.* Показатель сходства популяций по полиморфным признакам. — Журн. общ. биол., 1979, т. 40, № 4, с. 587—602. — *Животовский Л. А.* Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам. — В кн.: Фенетика популяций. М.: Наука, 1982, с. 38—44. — *Животовский Л. А.* Интеграция полигенных систем в популяциях. Проблемы анализа комплекса признаков. М.: Наука, 1984. 181 с. — *Липшиц С. Ю.* Род *Saussurea* и его представители в СССР. — Тр. МОИП, 1960, т. 3, с. 171—192. — *Липшиц С. Ю.* Род Соссюрея, Горькуша — *Saussurea* DC. — В кн.: Флора СССР. Т. 27. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 361—535. — *Липшиц С. Ю.* Род *Saussurea* DC. (*Asteraceae*). Л.: Наука, 1979. 282 с. — *Kitagawa M.* Neo-Lineamenta florae Manshuricae. Vaduz: Cramer, 1979. 715 p. — *Nakai T.* A synoptical sketch of Korean flora. — Bul. Nat. Sci. Mus. Tokyo, 1952, N 31, p. 118—119. — *Ohwi J.* Flora of Japan. Washington: Smithsonian Inst., 1965. 1067 p.

Тихоокеанский институт биоорганической химии
ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 5 VIII 1987.

УДК 547.929.7 : 581.174.1 : 581.4 Бот. журн., т. 73, № 4

Т. К. Горышина

СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА В ХЛОРОПЛАСТЕ В СВЯЗИ С ЭКОЛОГИЧЕСКИМИ УСЛОВИЯМИ

T. K. GORYSHINA. CHLOROPHYLL CONTENT PER CHLOROPLAST AS RELATED TO ECOLOGICAL CONDITIONS

Масса и концентрация хлорофилла в хлоропласте рассчитаны на основании спектрофотометрического определения хлорофилла, подсчета числа хлоропластов в единице площади листа и определения объема хлоропласта у 96 видов и экологических вариантов растений различных биомов и местообитаний. Обе величины варьируют в разных условиях в пределах одного-двух порядков, причем масса пигмента — в большей степени, поскольку она отчасти связана с величиной хлоропласта. Содержание хлорофилла в хлоропласте в наибольшей степени зависит от освещенности (возрастает в затененных местообитаниях). Четкая связь между рассчитанным содержанием хлорофилла в хлоропласте и плотностью фотосинтетических мембран позволяет использовать первую из этих величин для общей характеристики ультраструктуры хлоропласта без (или до) электронно-микроскопического исследования.

Содержание хлорофилла в листе служит одной из наиболее выразительных характеристик адаптации фотосинтетического аппарата листа к экологическим условиям. Тесная связь количества пигментов в листьях со световым режимом

в широких масштабах исследована в классических работах В. Н. Любименко (1963), который на большом числе видов показал увеличение содержания хлорофилла в листьях растений, живущих и фотосинтезирующих в затенении. Повышенное содержание хлорофилла многими авторами рассматривается как один из признаков теневыносливости растения. Обширный фактический материал, подтверждающий это положение, можно найти в многочисленных эколого-физиологических исследованиях пигментов листа у растений различных местообитаний, а также в сводных работах (см., например, Лукьянова, 1982). Сложились определенные количественные критерии, позволяющие (в самой общей форме) по содержанию пигментов в листе судить об отношении того или иного вида к свету (Шульгин, 1973).

Однако выявление четких экологических закономерностей содержания хлорофилла в большой мере затрудняется выбором адекватного способа расчета (точнее — расчетной единицы, к которой следует относить количество хлорофилла), на что в свое время указывал Любименко. Нередко оказывается, что при расчете на 1 дм² листа содержание хлорофилла больше у светолюбивых растений, а при расчете на 1 г сырой массы, напротив, — у теневыносливых. Дело в том, что при отнесении массы пигмента к разным параметрам листа — поверхностным, весовым или объемным — результат неизбежно зависит от его структурных особенностей. Так, при расчете на 1 дм² на результат влияет толщина листовой пластинки или ее поверхностная плотность (единица площади толстого листа, как правило, содержит больше пигмента, чем тонкого), при расчете на 1 г сырой массы — содержание воды в листе (например, у ксероморфных листьев содержание хлорофилла может быть завышено по сравнению с суккулентными), при расчете на 1 г сухой массы — плотность сложения мезофилла. При всех способах расчета результат зависит и от доли хлорофиллсодержащей ткани в единице площади или массы листа (иными словами, от степени развития проводящей системы, механической, водоносной и других тканей), а также от концентрации хлоропластов в клетках и тканях мезофилла. Все эти моменты затрудняют сравнение содержания хлорофилла у видов, даже произрастающих в одинаковых условиях, но имеющих листья с разной структурой. Тем более затруднена интерпретация изменений содержания пигментов в зависимости от условий, поскольку одновременно меняются и структурные особенности листа.

Хорошо представляя себе затруднения, осложняющие экологические исследования пигментов (а также и фотосинтез), Любименко (1910) считал, что наиболее адекватной характеристикой является их содержание в расчете на хлоропласт как «идеальную физиологическую единицу». В современных исследованиях определение массы хлорофилла в хлоропласте возможно или прямым путем (с помощью цитоспектрофотометрии), или расчетным (зная содержание пигмента и количество хлоропластов в единице площади или массы листа). Первый способ еще не получил развития в фитофизиологических исследованиях, второй с развитием методов количественной характеристики пластидного аппарата листа уже дал большой объем информации о массе хлорофилла в единичном хлоропласте у растений разных таксономических групп (Thomas et al., 1956; Ракицкая, Кахнович, 1973; Мокроносов, 1978), а в некоторых работах — и в разных экологических ситуациях (Годнев, Судник, 1956; Заботина, 197…; Цельникер, 1978; Дьяченко, 1978).

В настоящей работе сделана попытка выявить некоторые экологические закономерности в содержании хлорофилла в одном хлоропласте у растений различных биомов и местообитаний.

Материал и методика

В статье использованы материалы исследований фотосинтетического аппарата листа, выполненных под руководством или с участием автора в лабор…

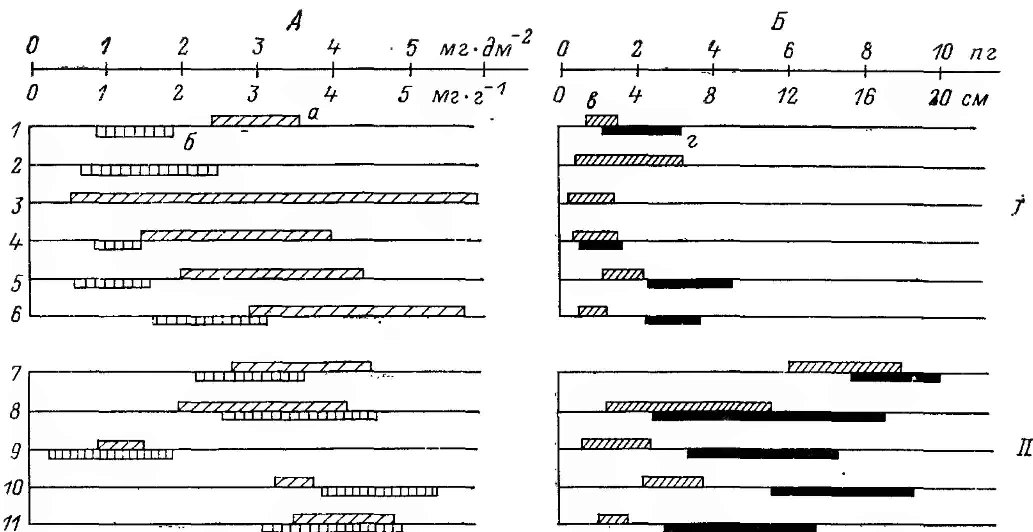
тории экологии растений Биологического НИИ Ленинградского государственного университета в 1972—1985 гг. (Горышина и др., 1975, 1979, 1980, 1985; Киселева, 1980; Зауралова, 1981; Заботина, Пружина, 1981; Зверева, 1985), а также отдельные данные из литературы (Мокроносов, 1978; Дьяченко, 1978). Пигменты исследованы у 96 видов и экологических вариантов растений хвойных лесов (Ленинградская обл., Северная Карелия), листопадных лесов (лесостепные дубравы Белгородской обл., буковые и дубовые леса ВНР), островной тундры (острова Чупинской губы Белого моря), степи (Тувинская АССР), высокогорий (Карпаты, Центральный Кавказ), водных растений (пресноводные водоемы в Ленинградской, Псковской, Белгородской областях, Северной Карелии). Содержание хлорофилла (a+b) в 1 дм² листа и 1 г сырой массы определяли спектрофотометрическим методом в модификации Z. Šestak (1971), подсчет хлоропластов — по методам, описанным Т. Н. Годневым и Н. С. Судником (1956), Т. К. Горышиной и др. (1975), А. Т. Мокроносовым (1978). На основании этих величин рассчитывали массу хлорофилла в хлоропласте, выраженную в пикограммах (пг$=1\cdot10^{-12}$ г). Учитывая неодинаковую величину хлоропластов у разных видов и экологических форм (с чем, может быть, связано различие массы пигмента), рассчитывали также объемную концентрацию хлорофилла в хлоропласте, выраженную в сантимолях (сМ$=$моль$\cdot10^{-2}\cdot$л$^{-1}$). Объем хлоропласта рассчитывали по формуле Чезаро для эллипсоида, оси измеряли на микрофотографиях интактных клеток мезофилла.

Результаты и обсуждение

Содержание хлорофилла в хлоропласте в большой степени видоспецифично, о чем говорит значительное разнообразие этой характеристики у разных видов в одних и тех же местообитаниях, например, у травянистых растений южнотаежного ельника — от 1.7 у *Galeobdolon luteum* до 4.1 пг у *Luzula pilosa*. Однако сопоставление ее у растений в различных местообитаниях позволяет увидеть, что на уровне хлоропласта количество пигмента столь же тесно связано с условиями, как и на уровне листа. В наибольшей степени на нем сказываются условия освещенности. Из сводного рисунка и отдельных примеров в таблице видно, что в условиях открытых местообитаний (или хорошо освещенных микрониш) масса пигмента в хлоропласте невелика и составляет 0.3—3.2 пг (исключение представляет лишь *Picea abies*). Отчасти это связано с небольшим объемом самих хлоропластов, но главным образом — с малой концентрацией пигмента (1—6 сМ). При сильном затенении масса хлорофилла возрастает в несколько раз; в меньшей степени увеличивается концентрация. Эти различия отмечаются не только между видами в разных экологических ситуациях, но и в пределах одной и той же особи между листьями, растущими при разной освещенности.

Наименьшие величины массы (0.3—1.5 пг) и концентрации (1.0—3.3 сМ) хлорофилла в хлоропласте найдены у высокогорных растений в альпийском и субнивальном поясах, где дневная освещенность достигает 100—120 клк. Еще меньше хлорофилла (0.1—0.2 пг) содержат, по данным Мокроносова (1978), некоторые пустынные склерофиты, также растущие в условиях сильной инсоляции. Наибольшие величины (6—9 пг и 15—20 сМ соответственно) отмечены нами у растений травяного покрова лесостепной дубравы, наиболее затененного среди исследованных местообитаний, с дневной освещенностью от 0.1 до 1 клк. Различие между крайними величинами концентрации примерно 20-кратное; масса же хлорофилла в хлоропласте варьирует в пределах двух порядков, поскольку в сильно освещенных местообитаниях хлоропласты значительно мельче. Стоит отметить, что размах освещенности при этом достигает трех порядков.

Приведенные экологические закономерности, выявленные на основании «природных экспериментов», в целом те же, что были обнаружены в экспе-



Содержание хлорофилла в листе (*А*) и хлоропласте (*Б*) у растений разных экологических групп.

I — растения хорошо освещенных местообитаний: *1* — ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав, *2* — степные (по: Зверева, 1985); *3* — пустынные (рассчитано по данным Мокроносова, 1978; Дьяченко, 1978); *4* — высокогорные; *5* — водные (надводные листья); *6* — древесные породы, верхняя часть кроны, *II* — растения затененных местообитаний: *7* — летневегетирующие травы лесостепных дубрав; *8* — растения хвойных лесов; *9* — водные (погруженные листья); *10* — древесные породы, лесной подрост; *11* — то же, нижняя часть крон деревьев.

Хлорофилл: *а* — $мг \cdot дм^{-2}$ листа; *б* — $мг \cdot г^{-1}$ сыр. массы листа; *в* — масса в хлоропласте, пг; *г* — концентрация в хлоропласте, сМ.

риментальных работах физиологов растений с дозированным освещением на лабораторных объектах: увеличение содержания хлорофилла в хлоропласте при снижении освещенности обнаружили M. Mousseau (1967), Л. А. Ходоренко (1968), Л. В. Кахнович (1980) и др.

Из других природных факторов, влияющих на содержание хлорофилла в хлоропласте, представляет интерес недостаток влаги. Однако для растений-ксерофитов обычно трудно разделить действие на фотосинтетический аппарат двух тесно сопряженных в природе факторов — сухости и сильной инсоляции. Очевидно, можно говорить о тенденции к снижению содержания пигментов в хлоропласте в засушливых местообитаниях, о чем свидетельствует сопоставление приведенных в работе Дьяченко (1978) усредненных величин для «мезофитов средних широт» ($2.76 \cdot 10^9$ молекул хлорофилла), «ксерофитов средних широт» ($2.42 \cdot 10^9$) и «ксерофитов аридных пустынь» ($0.95 \cdot 10^9$). Об этом же говорит заметное снижение хлорофилла в хлоропласте в условиях засухи, описанное Г. К. Зверевой (1985) для степных растений Тувы: в резко засушливый год масса пигмента в хлоропласте была в 1.2—2 раза ниже, чем у тех же видов в год, нормально обеспеченный осадками. Однако пигментный фонд единицы массы листа уменьшался не столь заметно, поскольку засуха вызывала торможение роста клеток и как следствие — увеличение концентрации пластид в листе.

Влияние низкой температуры на содержание хлорофилла в хлоропласте на материале настоящей работы четко проследить не удается. Сопоставление этой характеристики у некоторых растений еловых лесов северной и южной тайги при сходных световых условиях дало разноречивые результаты для разных видов. Можно лишь отметить тенденцию к увеличению концентрации хлорофилла в хлоропласте у растений более северных популяций, что отчасти связано с сокращением объема хлоропласта (Киселева, 1980).

Примеры содержания хлорофилла в хлоропласте у растений в условиях сильной освещенности (I) и затенения (II)

Вид	I		II	
	масса, пг	концентрация, сМ	масса, пг	концентрация, сМ
Ранневесенние эфемероиды лесостепных дубрав				
Scilla sibirica	0.7	2.3		
Corydalis halleri	1.5	4.8		
Летневегетирующие травы лесостепных дубрав				
Asperula odorata			6.6	19.0
Asarum europaeum			9.0	18.7
Растения еловых лесов				
	на вырубке		в лесу	
Oxalis acetosella	1.0	3.5	2.9	8.3
Linnaea borealis	0.7	3.3	1.9	8.2
	на субальпийском лугу		в лесу	
Homogyne alpina	1.4	4.4	3.5	10.0
Soldanella hungarica	2.6	6.0	3.8	9.4
	стланики		лесные деревья	
Picea abies	4.5	8.2	3.9	12.8
Sorbus aucuparia	0.4		0.7	
Дубравные травы, сезонные генерации листьев				
	весенние листья		летние листья	
Pulmonaria obscura	1.1	2.6	3.8	9.2
Aegopodium podagraria	1.1	4.9	3.9	13.6
В кроне дерева				
	верхние ветви		нижние ветви	
Quercus robur	0.4	4.5	1.1	7.8
Tilia cordata	3.9	4.2	6.6	7.1

Заслуживает внимания увеличение содержания хлорофилла в хлоропласте у листьев, живущих в водной среде, что особенно ярко проявляется у подводных листьев гетерофилльных гидрофитов в сравнении с надводными. Однако для исследованных растений, обитающих в верхних слоях воды, ослабление освещенности далеко не столь велико, как в других «теневых» ситуациях. Поэтому в рамках нашей работы вряд ли следует рассматривать увеличение пигментов в хлоропласте у водных растений как адаптацию к недостатку света.

Приведенные данные интересны в методическом аспекте. На рисунке сопоставлены диапазоны содержания хлорофилла у растений разных экологических групп, выраженного в разных расчетных единицах. При сравнении содержания пигмента в 1 дм^2 листа (рисунок, *А*, *а*) картина получается довольно невыразительная, поскольку различия между группами растений освещенных и затененных местообитаний маскируются структурными особенностями листьев (с чем связан в ряде случаев и широкий диапазон этого показателя). Некоторая тенденция к различию прочитывается при расчете хлорофилла на 1 г сырой массы (рисунок, *А*, *б*). При расчете на один хлоропласт (рисунок, *Б*, *в*, *г*) растения освещенных местообитаний отличаются очень четко, несмотря на то что растения затененных мест имеют довольно «размытые» величины. В целом данные рисунка хорошо иллюстрируют преимущества для экологического анализа расчета хлорофилла на один хлоропласт, причем более предпочтителен расчет объемной концентрации, на результате которого не сказываются различия в величине хлоропластов.

Определение содержания пигментов в хлоропласте может быть полезным и в связи с исследованиями внутренней структуры хлоропласта. В немногих работах, где параллельно изучались оба эти аспекта, была отмечена тесная связь между массой хлорофилла в хлоропласте и плотностью его структуры (Mousseau, 1967; Boardman et al., 1974). В наших работах были получены количественные подтверждения этой связи для надводных и подводных листьев гидрофитов и для листьев разных сезонных генераций у дубравных трав (Горышина, Лаверычева, 1980). Можно с уверенностью предположить, что расчет содержания хлорофилла в хлоропласте может служить в экологических работах косвенным способом оценки такого важного параметра фотосинтетического аппарата, как плотность упаковки фотосинтетических мембран в хлоропласте: он позволяет «увидеть» (в общих чертах) внутреннюю структуру хлоропласта без применения электронно-микроскопических методик (или еще до их применения). Можно предположить, что среди исследованных нами растений слаборазвитая мембранная система в хлоропластах будет обнаружена у высокогорных, степных, пустынных растений, а очень плотная — в хлоропластах лесных трав, кустарников, лесного подроста.

ЛИТЕРАТУРА

Годиев Т. П., Судник Н. С. О концентрации хлорофилла в хлоропластах листа черешни в зависимости от светового режима. — Физиология растений, 1956, т. 3, № 4, с. 352—354. — *Горышина Т. К., Заботина Л. Н., Пружина Е. Г.* Пластидный аппарат травянистых растений лесостепной дубравы в разных условиях освещенности. — Экология, 1975, № 5, с. 15—22. — *Горышина Т. К., Заботина Л. Н., Пружина Е. Г.* Особенности ассимиляционных тканей и пластидного аппарата листа в разных частях кроны у некоторых древесных пород в лесостепной дубраве. — Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1979. № 3, с. 67—76. — *Горышина Т. К., Лаверычева И. Г.* Об ультраструктуре хлоропластов в весенних и летних листьях двух травянистых видов лесостепной дубравы в связи с сезонной динамикой светового режима. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 9, с. 1150—1156. — *Горышина Т. К., Нахуцришвили Г. Ш., Хецуриани Л. Д.* О некоторых анатомо-физиологических особенностях фотосинтетического аппарата высокогорных растений Центрального Кавказа. — Экология, 1985, № 5, с. 7—14. — *Дьяченко А. П.* Сравнительный анализ структурных и функциональных особенностей фотосинтетического аппарата различных экологических групп высших растений. — В кн.: Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск.: Изд-во Урал. ун-та, 1978, с. 93—102. — *Заботина Л. Н.* Содержание хлорофилла у некоторых феноритмотипов травянистых растений лесостепной дубравы. — В кн.: Механизмы биологических процессов. Матер. III конфер. молодых специалистов Биол. НИИ ЛГУ. Л.: Изд-во ЛГУ, 1973, с. 89. — *Заботина Л. Н., Пружина Е. Г.* Морфолого-анатомические изменения фотосинтетического аппарата у стелющихся форм ели, сосны и можжевельника при адаптации на севере к крайним условиям существования. — В кн.: Всесоюз. совещ. по вопр. адаптации древесных растений к экстремальным условиям среды: Тез. докл. Петрозаводск, 1981, с. 27. — *Зауралова Н. О.* Экологические особенности ассимиляционного аппарата и сезонного развития у некоторых гидрофитов пресноводных водоемов: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1981. 20 с. — *Зверева Г. К.* Основные черты ассимиляционного аппарата растений приенисейских степей: Автореф. дис. . . . канд. биол., наук. Томск, 1985. 19 с. — *Кахнович Л. В.* Фотосинтетический аппарат и световой режим. Минск.: Изд-во Белорус. ун-та, 1980. 143 с. — *Киселева Т. М.* Особенности фотосинтетического аппарата у некоторых трав и кустарничков елового леса в связи с экологическими условиями: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1980. 21 с. — *Лукьянова Л. М.* Эколого-физиологические аспекты изучения пигментной системы растений. II. Влияние эколого-географических условий и систематической принадлежности растений. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 4, с. 409—418. — *Любименко В. Н.* Содержание хлорофилла в хлорофилльном зерне и энергия фотосинтеза. — Тр. СПб об-ва естествоиспытателей. Сер. бот., 1910, т. 41, вып. 1—2, с. 13—27. — *Любименко В. Н.* Избранные труды. Т. 1—2. Киев: Изд-во АН УССР, 1963. 614 с. — *Мокроносов А. Т.* Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1978, с. 5—30. — *Ракицкая Т. В., Кахнович Л. В.* Содержание пигментов в листьях и хлоропластах некоторых растений. — Вестн. Белорус. ун-та. Сер. II, 1973, № 3, с. 49—51. — *Ходоренко Л. А.* Фотосинтезирующий аппарат некоторых культурных растений в условиях различного светового режима: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Минск, 1968. 21 с. — *Цельникер Ю. Л.* Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М.: Наука, 1978. 215 с. — *Шульгин И. А.* Растение и солнце. Л.: Гидрометеоиздат, 1973. 251 с. — *Boardman N. K., Anderson J. M., Björkman O.* et al. Chloroplast differentiation in sun and shade plants: relationship between chlo-

rophyll content, grana formation, photochemical activity and fractionation of the photosynthesis. — Portug. Acta Biol. Ser. A, 1974, vol. 14, N 1—2, p. 17—25. — *Mousseau M.* Les phénomènes de régulation structurale et fonctionnelle de l'appareil photosynthétique de *Teucrium scorodonia*: un mécanisme d'adaptation aux conditions d'éclairement. — Oecol. plant., 1967, vol. 2, N 1, p. 103—115. — *Šestak Z.* Determination of chlorophylls *a* and *b*. — In: Plant photosynthetic production (manual of methods) / Ed. by Z. Šestak, J. Catsky, P. G. Jarvis. Hague, 1971, p. 672—701. — *Thomas I. B., Minnaert K., Elbers P. E.* Chlorophyll concentration in plastids of different groups of plants. — Acta Bot. Neerl., 1956, vol. 5, N 4, p. 315—321.

Ленинградский
государственный университет.

Получено 14 I 1987.

УДК 581.45 : 582.6/.9 : 631.542

Бот. журн., т. 73, № 4

Т. В. Гендельс

ФОРМИРОВАНИЕ ЛИСТЬЕВ ДРЕВЕСНЫХ ДВУДОЛЬНЫХ

T. V. GENDELS. LEAF FORMATION IN WOOD DICOTYLEDONS

Изложены способы формирования основных типов листьев древесных двудольных: простых (цельных и вырезных) и сложных, с прилистниками и без прилистников. Установлено, что у описанных в работе представителей двудольных лист обязательно проходит (или проходил в филоморфогенезе) стадию 3-лопастного зачатка, боковые лопасти которого могут участвовать в образовании пластинки листа или черешка, преобразовываться в прилистники или железки. Пути преобразования листа изучены на основе морфогенеза побега с привлечением анатомических, сравнительно-морфологических и палеоботанических данных. Обсуждается вопрос о значении в эволюции листа древесных двудольных процессов олиго- и полимеризации, протекающих на базе взаимодействия акро- и базипетального заложения и роста элементов зачатка.

Все большее значение в решении вопросов систематики и таксономии современных представителей древесных двудольных растений приобретают морфологические признаки листа, особенно его жилкование. Начало использованию этих признаков положили палеоботаники, для которых система внешних морфологических признаков листа часто является единственным критерием для разграничения таксонов ископаемых растений. Именно благодаря их исследованиям разрабатывается в настоящее время описательная морфология листа современных и ископаемых представителей покрытосеменных растений (Mouton, 1966; Hickey, 1973), создаются новые классификации типов жилкования (Mouton, 1970; Hickey, 1973; Melville, 1976), привлекаются новые диагностические признаки (Mouton, 1976a, b; Hickey, Wolf, 1975). Кроме того, морфология листа используется как база в филогенетических построениях покрытосеменных растений (Melville, 1971, 1983; Hickey, 1978).

Однако, несмотря на значительный прогресс, некоторые аспекты описательной морфологии требуют дальнейших разработок. В первую очередь это касается классификации типов жилкования. Все существующие классификации построены по принципу последовательного выделения порядков жилкования, что носит подчас субъективный характер. Кроме того, в классификациях не нашли отражения некоторые типы жилкования, что затрудняет его использование как базы в филогенетических построениях покрытосеменных.

Необыкновенное разнообразие форм листа в рамках отдельных таксонов, высокий уровень полиморфизма и конвергенция не только затрудняют использование структуры листа в решении систематических и других проблем бота-

ники, но и вообще ставят вопрос о возможности подобного применения. Именно поэтому прошло более столетия со времени опубликования фундаментальной работы K. Ettingshausen (1861), содержащей изображение жилкования около тысячи видов современных двудольных, прежде чем внимание ботаников было вновь привлечено к морфологии листа современных представителей. Если такие явления, как изменчивость и полиморфизм листовых пластинок, в настоящее время находят объяснение в особенностях морфогенеза побега, то разнообразие листьев в рамках таксона и конвергенция типов жилкования достаточного объяснения еще не получили.

Изучение морфологии простого листа выявило большое разнообразие типов жилкования. Наряду с перистым жилкованием с одной главной жилкой имеется значительное разнообразие форм, для которых характерна разная степень развития базальных жилок. Вопрос о том, в результате каких преобразований происходило в прошлом становление тех или иных типов листьев и каковы морфогенетические основы этих преобразований у современных представителей древесных двудольных, все еще остается открытым. Каким образом в одном роде могут быть виды с разным типом жилкования? Благодаря чему осуществляется переход от одного типа жилкования к другому и каким образом он связан с развитием листа?

Материал и методика

С целью установления возможных связей между некоторыми признаками жилкования и особенностями формирования листа были изучены начальные этапы его развития у некоторых представителей древесных двудольных. В качестве модельных объектов рассмотрены виды, представляющие основные типы листьев и жилкования: простые цельнокрайные с перистым жилкованием с прилистниками и без прилистников, простые с зазубренным или лопастным краем с перистым жилкованием с прилистниками, простые цельнокрайные листья без прилистников с несовершенным пальчатым жилкованием, простые цельные листья с пальчатым жилкованием с прилистниками и без них, сложные парноперистые листья с прилистниками и без них, сложные непарноперистые листья с прилистниками и без прилистников. Если начальные этапы развития листа не указывали нам путей становления структуры жилкования, мы изучали строение проводящей системы черешка и пластинки листа или строение почки.

Строение зачатков листьев изучали на тотальных препаратах почек, жилкование — на препаратах просветленных и окрашенных листьев (Буданцев, Гендельс, 1986). Изучение проводящей системы черешка проводили на поперечных срезах в бази-, мезо- и периподиоле, в некоторых случаях— на сериальных препаратах, приготовленных по общепринятой анатомической методике.

Всего было изучено 32 вида из 19 семейств: *Aceraceae*, *Staphyleaceae*, *Hippocastanaceae*, *Sapindaceae*, *Platanaceae*, *Caprifoliaceae*, *Fagaceae*, *Ulmaceae*, *Rosaceae*, *Fabaceae*, *Betulaceae*, *Magnoliaceae*, *Winteraceae*, *Annonaceae*, *Dilleniaceae*, *Cornaceae*, *Lauraceae*, *Asclepiadaceae*, *Myrtaceae*.

Результаты и обсуждение

В сем. *Aceraceae* род *Acer* имеет самые разнообразные типы листьев: простые цельные с перистым и несовершенным пальчатым жилкованием, 3—5- и 7-лопастные с пальчатым жилкованием, сложные с 3 и 5 листочками, непарноперистосложные. Все листья в роде без прилистников.

Наши исследования подтвердили данные Л. Н. Кашкаревой (1986) о путях формирования основных типов листьев: простых с перисто-пальчатым жилкованием у *A. tataricum*, 5-лопастных с пальчатым жилкованием у *A. platanoides*

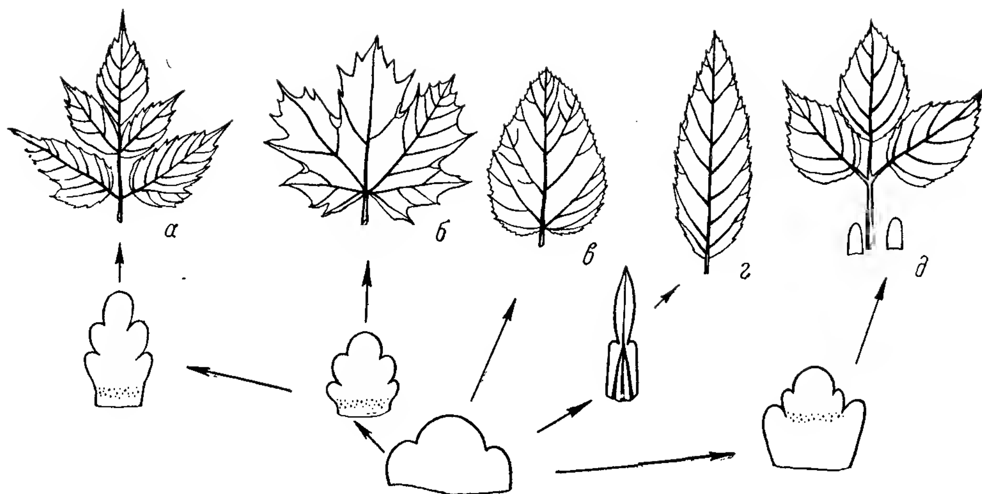


Рис. 1. Образование листа в роде *Acer* (*а—г*) и в роде *Staphylea* (*д*).

а — *A. negundo*, *б* — *A. platanoides*, *в* — *A. tataricum*, *г* — *A. laevigatum*, *д* — *S. colchica*.

и сложных непарноперистых у *A. negundo* с перистым жилкованием листочка. Листья всех трех видов вслед за стадией листового бугорка проходят стадию 3-лопастного зачатка. У *A. tataricum* (рис. 1, *в*) зачаток развивается в простой лист в результате преимущественного развития средней лопасти. У *A. platanoides* (рис. 1, *б*) в основании боковых лопастей (т. е. базипетально) закладываются дополнительно 1—2 пары лопастей, у *A. negundo* (рис. 1, *а*) базипетальное заложение дополнительных лопастей сочетается с интеркалярным ростом зачатка. Для выяснения способа формирования простого листа с перистым жилкованием мы рассмотрели развитие листа у *A. laevigatum*. Лист у этого вида также проходит стадию 3-лопастного зачатка, но листовая пластинка развивается только из апикальной части средней лопасти, а ее базальная часть и боковые лопасти участвуют в образовании черешка (рис. 1, *г*).

Таким образом, различные типы листьев представителей рода *Acer* образуются, проходя вслед за стадией листового бугорка стадию 3-лопастного зачатка, путем различного характера роста его частей. Боковые лопасти при этом могут участвовать в образовании пластинки лопастного листа, листочков сложного листа, черешка и путем слитного развития — в образовании цельного листа (иногда с зачатками лопастей). На участие боковых лопастей в образовании цельного листа указывает значительное развитие базальных жилок.

У представителей другого семейства пор. *Sapindales* — сем. *Staphyleaceae* листья непарноперистосложные, 3-листочковые и 1-листочковые с прилистниками. Для выяснения вопроса, как образуются сложные листья с прилистниками, были рассмотрены начальные стадии развития листа *Staphylea colchica*. Оказалось, что после стадии 3-лопастного зачатка образуются дополнительные лопасти. Однако в отличие от представителей сем. *Aceraceae* они закладываются базипетально на средней лопасти зачатка, а боковые лопасти при развитии листа превращаются в прилистники (рис. 1, *д*).

Рассмотренные нами зачатки пальчато-сложных листьев без прилистников у *Aesculus hippocastanum* (*Hippocastanaceae*) и парноперистосложных листьев у *Alectryon subcinereum* (*Sapindaceae*) показали нам такой же способ формирования листа, как и в роде *Acer*.

Известно, что боковые элементы могут закладываться на зачатке листа четырьмя способами: акропетальным, базипетальным, дивергентным и парал-

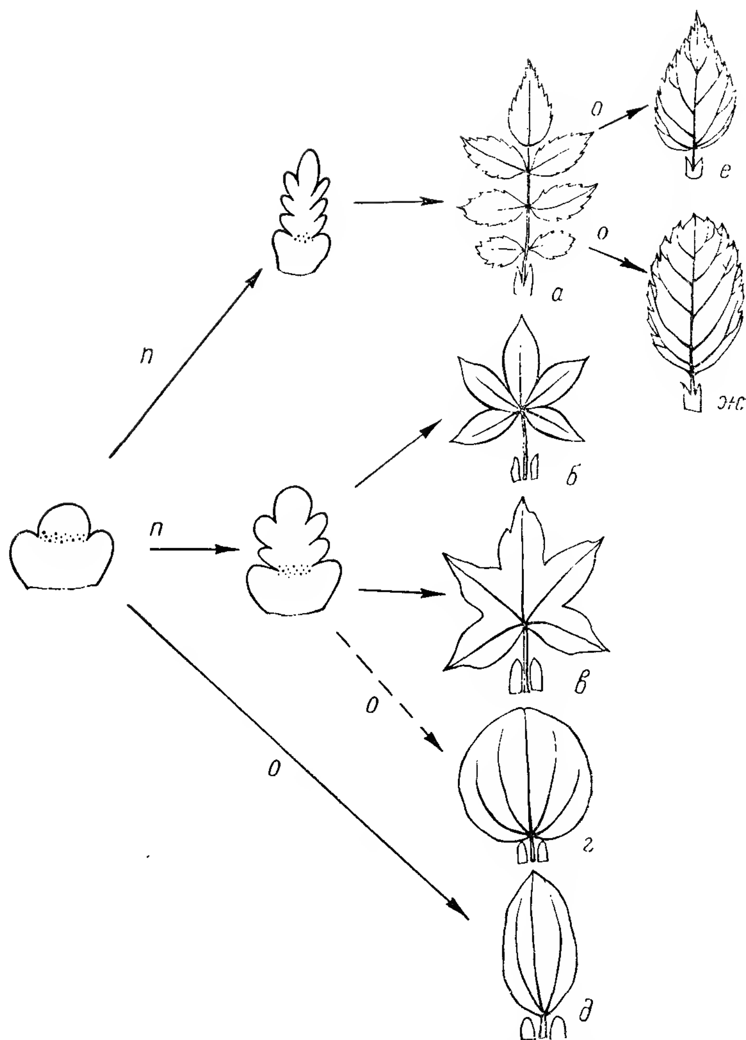


Рис. 2. Формирование различных типов листьев с прилистниками на основе базипетального заложения боковых элементов зачатка.

п — полимеризация, *о* — олигомеризация, *а* — *ж* — объяснения см. в тексте.

лельным (Серебряков, 1952). Базипетальное заложение элементов на средней лопасти отмечено нами для *Platanus orientalis*, *Liquidambar styraciflua* (рис. 2, *в*), *Viburnum opulus* (пальчато-лопастные листья), *Rosa* sp. (рис. 2, *а*; 3, *а*) (непарноперистосложные), *Zelkova carpinifolia*, *Quercus robur* (рис. 2, *ж*) (перистолопастные). Акропетальное — для *Sorbus aucuparia* (рис. 3, *б*), *Sorbaria sorbifolia* (непарноперистосложные); видов родов *Gleditsia*, *Ceratonia*, *Acacia* (парноперистосложные); *Alnus glutinosa*, *Betula pendula*, *Ulmus laevis*, *Rodotypus scandens*, *Viburnum lantana*, *Crataegus* sp. (рис. 3, *в*) (простые зазубренные листья с перистым жилкованием). При этом у сложных листьев и у простых с перистым краспедодромным жилкованием начальные этапы развития листа сходны и только впоследствии обособляются листочки сложного листа, а боковые лопасти простых листьев проходят слитное развитие. Этот вывод нам особенно важен для понимания формирования перистого краспедодромного жилкования. Как и типично пальчатое, перистое краспедодромное жилкование образуется

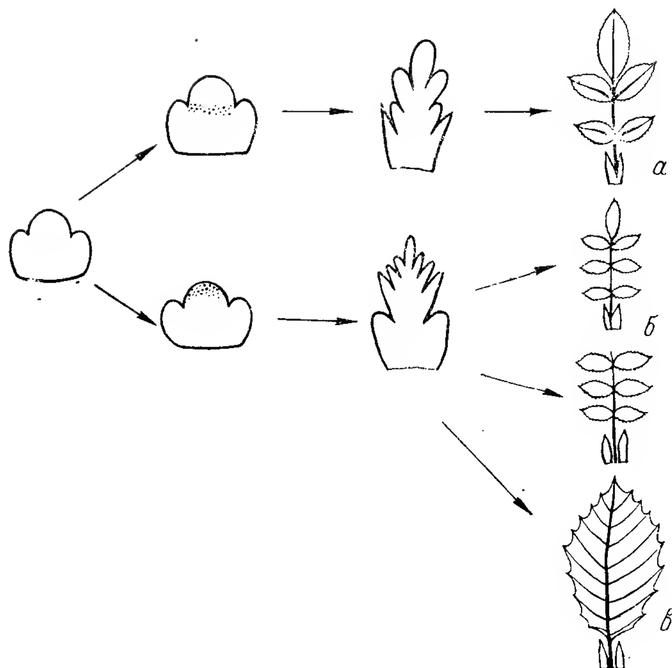


Рис. 3. Развитие листьев с бази- (*а*) и акропетальным (*б*, *в*) заложением боковых элементов зачатка.

в результате процесса полимеризации зачатка, однако оно сопряжено с его интеркалярным ростом.

Для папоротников, в частности для рода *Gigantopteris*, К. Asama (1960) разработал теорию происхождения простых листьев соединением сегментов перисто-раздельных или перистых листьев. Для покрытосеменных, по мнению R. Melville (1969), она применима лишь для листьев *Quiina acutangula*, *Touroulia guianensis* (*Quiinaceae*), описанных A. Foster (1950: цит. по Melville, 1969).

Нам представляется, что образование у древесных двудольных сложного перистого листа и простого с краспедодромным жилкованием — это 2 пути развития многолопастного зачатка с интеркалярным ростом. В таксонах последовательность реализации этих путей может быть различной. И, вероятно, наиболее надежным критерием установления такой последовательности в эволюции пока могут быть палеоботанические данные. У современных представителей примерами двух путей развития листа могут быть роды *Crataegus* и *Sorbus*. У первого представлены виды как с лопастным, так и зубчатым краем, что говорит о разной степени слитного развития. В роде *Sorbus* встречаются виды со сложными непарноперистыми листьями (рис. 3, *б*), лопастными и простыми с краспедодромным жилкованием (рис. 3, *в*).

В пор. *Magnoliales* прилистники есть только у представителей сем. *Magnoliaceae*. Однако листья всех представителей этого порядка простые, перисто-нервные. Изучение зачатков листа *Magnolia kobus*, *M. soulangeana*, *M. liliflora*, *Liriodendron tulipifera* показало, что прилистники у них развиваются из боковых лопастей зачатка, которые на очень ранних стадиях смыкаются над конусом нарастания (рис. 4, *а*). У *Drimys winteri* (*Winteraceae*) листья без прилистников с утолщенными черешками. Лопастность зачатка выражена очень незначительно, он полностью окружает конус нарастания, и на первых этапах рост ос-

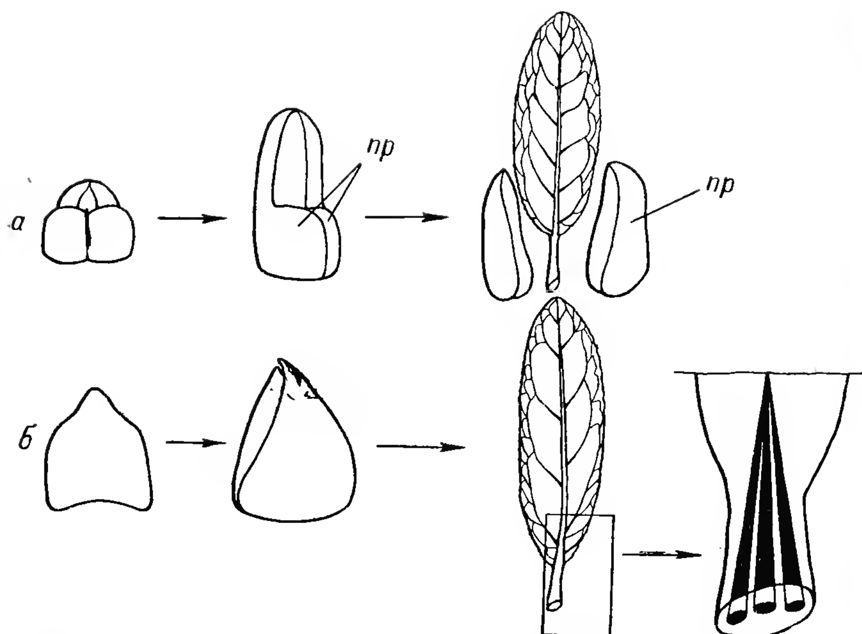


Рис. 4. Развитие листа у *Magnolia liliflora* (*а*) и *Drimys winteri* (*б*).
пр — прилистники.

нования зачатка преобладает над ростом его апикальной части (рис. 4, *б*). Изучение проводящей системы черешка показало, что 3 проводящих пучка черешка сливаются гораздо выше основания листовой пластинки. Строение зачатка и проводящей системы черешка взрослого листа указывают, несмотря на отсутствие явно выраженной лопастности зачатка, на происхождение черешка из 3-лопастного зачатка путем слияния 3 лопастей. Развитие листа этого вида сходно с развитием листа у *Acer laevigatum*, развивающегося из 3-лопастного зачатка. Такое же развитие листа, как у *Drimys winteri*, мы обнаружили у *Hibbertia cuneiformis* (*Dilleniaceae*), *Rollinia sieberi* (*Annonaceae*).

Мы рассмотрели развитие листа у *Griselinia littoralis* (*Cornaceae*), поскольку по характеру жилкования лист у этого вида наиболее сходен с листом у *Drimys winteri*. Несмотря на то что лист у этого вида прилистников не имеет, его зачаток развивается так же, как у представителей рода *Magnolia*. Зачаток листа дифференцирован на пластинку и боковые лопасти, которые смыкаются над конусом нарастания, а впоследствии срастаются с черешком, расширяющимся в основании у взрослого листа.

Лист без прилистников характерен также для представителей сем. *Lauraceae*. По форме он может быть простым (*Persea*, *Laurus*) или 3-лопастным (*Sassafras*, *Lindera*), жилкование перистое (*Persea*, *Laurus*), пальчатое (*Sassafr*... или акродромное совершенное (*Cinnamomum zeylanicum*), или несовершенное (*C. tamala*). Перечисленный комплекс признаков указывает, что анцестральным для семейства является 3-лопастной зачаток. У *Sassafras* лопасти зачатка могут участвовать в образовании либо 3-лопастного листа, либо простого в результате слияния, но со значительным развитием базальных жилок. У *Cinnamomum zeylanicum* лопасти зачатка в равной степени участвуют в образовании листа, определяя тем самым акродромное совершенное жилкование. У *C. tamala* рост средней лопасти превалирует над ростом боковых, поэтому жилкование акродромное несовершенное. На образование листа у видов рода *Cinnamomum* путем слитного развития 3-лопастного зачатка указывает строение проводящей с...

стемы черешка. Слияние 3 пучков в один происходит в базипециоле на расстоянии не более 300 мкм. Примером редукции боковых лопастей зачатка в процессе формирования листа служит *Hoya carnosa* (*Asclepiadaceae*). Лист у этого вида простой, цельный с перистым брохидодромным жилкованием без прилистников.

В качестве примера превращения боковых лопастей 3-лопастного зачатка в железки можно привести представителя сем. *Myrtaceae* — *Metrosideros kermadecensis*, у которого редуцированные боковые лопасти зачатка на очень ранних стадиях развития листа превращаются в железки.

Некоторые следы преобразований листа в филоморфогенезе можно видеть, изучая не только строение зачатков листа, проводящей системы черешка и листа, но иногда и строение почки.

В. Ю. Базавлук (1936) указывала на возможное происхождение простого листа из сложного в сем. *Rosaceae*. При изучении строения вегетативных почек *Armeniaca vulgaris*, вида, имеющего простой цельный лист с прилистниками (рис. 2, *е*), мы обнаружили, что катафиллы этого вида имеют удлиненную среднюю лопасть, а ниже по краю катафилла расположены железки, представляющие собой видоизмененные листочки сложного листа. При этом у катафиллов число железок сокращается, а апикальная часть средней лопасти увеличивается в размере в направлении верхушки побега. Необходимо отметить, что у культурных видов рода *Armeniaca* железки на катафиллах отсутствуют.

Описывая преобразования листовых структур древесных двудольных, следует упомянуть эмпирическую модель развития листа B. Jeune (1981). Согласно этой модели, выделяются 3 периода меристематической активности зачатка листа: 1) инициальный, 2) «органогенез», 3) гистогенез и дифференциация. В период органогенеза в зачатке функционируют 2 центра-генератора, которые продуцируют боковые элементы зачатка. При этом боковые элементы развиваются бази- или акропетально. В результате базипетального заложения образуются простые, перисто-сложные, пальчато-лопастные и пальчато-сложные листья. При акропетальном — только простые и перисто-сложные. У перистых листьев с акро- и базипетальным заложением возможны сочетания акро- и базипетального роста боковых элементов. Впоследствии Jeune (1982) рассмотрел случай с *Castanea sativa*, у которого рост листа не соответствовал предложенной модели. Дополнительные исследования обнаружили тип роста, при котором нет строгой локализации зон активности. Намеченные пути становления листовых структур древесных двудольных не противоречат модели Jeune, но существенно дополняют ее, раскрывая характер преобразований в эволюции, приводящих к появлению разнообразных листовых типов.

Однако не всегда в онтогенезе листа мы находим следы образования некоторых типов жилкования. В первую очередь это относится к несовершенному пальчатому (рис. 2, *г*) и акродромному (рис. 2, *д*) жилкованию простого цельного листа. Экстраполируя наши данные на представителей сем. *Lauraceae*, можно сделать вывод, что анцестральным для такого типа листа является многолопастной зачаток с базипетальным заложением боковых элементов, развивающимися впоследствии слитно. Такое мнение уже высказывал R. Dahlgren (1971) для видов рода *Cliffortia* с акродромным, кампилодромным и параллельным жилкованием листьев.

Существенным дополнением к установлению путей развития листовых структур древесных двудольных могут служить палеоботанические данные, особенно о меловых покрытосеменных растениях. В качестве примера можно привести изменение формы листьев в роде *Debeya*. В. А. Красилов (1979) в меловой флоре Сахалина приводит 2 вида этого рода. У *D. tikhonovichii* он описал как сложные 3-листочковые бесчерешковые структуры, так и 3-лопастные. Из 30 образцов со сложными 3-листочковыми было обнаружено 2 образца с 3-лопастными, которые, без сомнения, представляют собой результат слияния зачатков боко-

вых лопастей с зачатком среднего. Принадлежность этих образцов к одному виду подтверждается изучением эпидермы. У второго вида — *D. pachiderma* (из сантонского яруса) — найдены только сложные 5-листочковые структуры. Кроме того, Красилов упоминает и морфологически близкий вид *D. insignis*, найденный в Европе. При этом автор отмечает, что многочисленные одиночные листья были первоначально отнесены им к другим родам и только изучение эпидермы указало на их принадлежность к роду *Debeya*. На некоторых 3-листочковых образцах дебейи заметно постепенное слияние листочков в основании. И еще на один факт, указанный Красиловым, следует обратить внимание в аспекте преобразования листовых структур. В листьях дебейи отчетливо наблюдается разная степень развития отдельных листочков под влиянием срастания у основания зачатков листьев.

Особое значение имеют палеоботанические данные для придания сравнительно-морфологическим рядам эволюционного смысла. Определение эволюционных тенденций структурных преобразований возможно для каждого таксона лишь на основе появления этих черт во времени, как это проделал Т. Tanai (1983) для третичных представителей рода *Acer* в Восточной Азии. Анализ морфологии листа этого рода с палеоцена до плейстоцена показывает, что первым в роде в Восточной Азии появляется в палеоцене *A. arcticum*, лист которого не имеет дифференцированных лопастей, средняя жилка незначительно превышает по длине базальные. У *A. oishii*, появляющегося вслед за *A. arcticum* в начале эоцена, лопасти листа хорошо выражены, а средняя жилка в 1.5 раза превосходит базальные. Дальнейшая эволюция листа приводит в олигоцене и миоцене к увеличению числа лопастей: у *A. kushiroanum* 5 лопастей, у *A. fatsiaefolium* и у *A. protojaponicum* 5, 7 или 9 лопастей. В начале миоцена появляется *A. negundo*, у которого увеличение числа лопастей зачатка сопряжено с интеркалярным ростом между ними. В середине миоцена отмечен *A. subcarpinifolium*, пластинка листа которого образуется в результате развития только средней лопасти 3-лопастного зачатка.

Становление покрытосеменных происходило в условиях различных фитоценозов, и в каждом отдельном случае комплексы различались между собой соотношением папоротников, цикадофитов и хвойных. Разные сочетания представителей этих таксонов создавали различную экологическую обстановку, основными факторами которой являются освещенность, влажность и минеральное питание. Эти по меньшей мере 3 главных фактора влияют на ритм развития — определяют габитус растения, включая и морфологию листьев. Вероятно, в условиях меньшей освещенности формировались пальчато-лопастные листья, у которых соотношение мезофилла и жилок смещено в пользу первого, являющегося тканью, улавливающей свет в условиях пониженной освещенности (Синнот, 1963). Вероятно, анализ раннемеловых флор с позиций их экологии обнаружит некоторые закономерности в приуроченности определенных морфотипов покрытосеменных к остальным таксонам: папоротникам, цикадофитам и хвойным. Даже весьма поверхностный анализ комплексов указывает на определенные закономерности. Так, в формациях позднего альба—раннего сеномана в Западном Приверховье и Колымо-Охотской области цветковые представлены таксонами, листья которых имеют пальчатое жилкование: *Trochodendroides*, *Araliaephyllum*, *Viburnum*, *Pseudoprotophyllum*, *Rulac* (Кирпчкова, Сластенов, 1966; Самылина, 1974: цит. по Буданцеву, 1986). Еще более характерны комплексы Ангаро-Берингийских видов позднего мела — *Trochodendroides* ex gr. *arctica*, *Acer arcticum*, *Vitis olrikii*, *Viburnum anticum*, *V. asperum*, *Macclintockia* sp., *Quereuxia angulata* (Буданцев, 1986) — также с пальчатым жилкованием. Палеоценовая флора Форт Юнион (Brown, 1962; Hickey, 1974: цит. по Буданцеву, 1986) представлена многочисленными видами из родов *Magnolia*, *Laurus*, *Cinnamomum*, *Lindera*, *Persea*, *Sassafras*, *Ficus*, *Bauhinia*, *Mimosites*, *Sapindus*, *Dillenites*, *Apocynophyllum*, *Domdeyopsis*. У родов *Sassafras* и

Lindera, листья которых представлены как лопастными, так и цельными формами, для данного комплекса характерны виды с простыми цельными листьями.

Таким образом, проведенное нами исследование формирования основных форм листа и типов жилкования древесных двудольных на основе изучения начальных этапов развития листа, проводящей системы черешка и листовой пластинки или строения почек показало, что у всех изученных представителей независимо от конечной формы лист проходит или проходил в филоморфогенезе стадию 3-лопастного зачатка. Боковые лопасти зачатка в разной степени могут участвовать в образовании простого или лопастного листа (путем слитного развития лопастей), листочков сложного листа, черешка, превращаться в прилистники или железки. Наличие прилистников у древесных двудольных (а вероятно, и вообще у покрытосеменных) свидетельствует в пользу анцестрального 3-лопастного зачатка.

В основе эволюции листа лежат процессы поли- и олигомеризации его зачатка, протекающие на базе акро- и базипетального заложения и развития его частей. Сочетание этих процессов обеспечивает разнообразие типов листа и жилкования. Например, процесс полимеризации зачатка приводит к образованию сложного листа в сем. *Rosaceae*, но сопряженный с олигомеризацией (слитное развитие боковых лопастей) — к лопастным или цельным листьям с перистым краспедодромным жилкованием, в результате превращения боковых лопастей в железки (олигомеризация) — к появлению на этой основе простого листа некоторых представителей подсем. *Prunoideae*.

Особое значение в эволюции листа приобрел и постепенно сформировавшийся необычайно высокий окислительно-восстановительный уровень вторичного метаболизма покрытосеменных (Kubitzki, Gottlieb, 1984) и связанное с ним образование большого числа биологически активных веществ (стимуляторов и ингибиторов роста). Взаимодействие этих веществ обусловливает увеличение разнообразия ростовых процессов у покрытосеменных, в том числе и у листа.

На значение процессов олиго- и полимеризации в эволюции древнейших высших растений указывал С. В. Мейен (1977). Однако он предлагал их рассматривать не с точки зрения адаптивного смысла, а с позиций основных законов системности. Вряд ли с такой трактовкой можно согласиться. Появление у древесных двудольных определенных типов жилкования явилось отражением процессов поли- и олигомеризации зачатка листа. Так, слияние зачатков лопастей как один из путей образования простого листа играет большую эволюционную роль, предоставляя дополнительные возможности к большему разнообразию как форм листа, так и типов жилкования. На слияние частей цветка в связи с эволюционной ролью этого явления указал H. Robinson (1985). Листья, не претерпевшие процесса слияния, в большей степени сохраняют архаичные черты жилкования, чем листья, претерпевшие разного рода преобразования. Не случайно R. Melville (1969) указывает на архаичные формы жилкования, унаследованные, по его мнению, покрытосеменными от глоссоптерисовых предков именно у тех видов, листья которых или не претерпели преобразований, или прошли лишь процесс редукции (представители семейств *Clusiaceae*, *Sapotaceae*, *Epacridaceae*). Для покрытосеменных в разное время в качестве анцестрального типа указывались самые различные листовые структуры. Так, например, E. Sinnot, I. Bailey (1914: цит. по Житкову, 1972) называли 3-лопастной лист (заметим, что 3-лопастной лист образуется из 3-лопастного зачатка), а впоследствии H. Parkin (1948: цит. по Житкову, 1972) на основе 3-лопастного листа выделил как наиболее примитивный для покрытосеменных простой цельный лист с прилистниками, который является результатом развития средней лопасти, а боковые лопасти 3-лопастного листа редуцируются до прилистников. Палеоботанические данные не свидетельствуют пока достаточно определенно в пользу какого-либо типа листа. Если обратиться к последней

работе Мейена (1987), то обращает на себя внимание факт более позднего появления лопастных и сложных листьев, которые образуются в результате полимеризации зачатка. Листья барремских (нижний мел) покрытосеменных очень напоминают по форме листочки сидячих 3-листочковых структур (как у рода *Debeya*) отсутствием четкой дифференциации на пластинку и черешок. Начавшийся, вероятно, впоследствии процесс срастания мог привести к образованию многолопастного зачатка, разные элементы которого могли преобразовываться различными путями, следуя определенным ритмам развития.

Пути развития различных типов листьев древесных двудольных безусловно не ограничиваются изложенными в работе. Последние были установлены на основе изучения морфологии листа и особенно его жилкования древесных двудольных и определялись как задачами, так и требованиями, предъявляемыми к морфологическим описаниям.

ЛИТЕРАТУРА

Базавлук В. Ю. Метаморфоз черешковых железок у рода *Prunus*. — Сов. бот., 1936, № 1, с. 81—98. — *Буданцев Л. Ю.* Ранние этапы формирования и расселения умеренной флоры Бореальной области. — В кн.: Комаровские чтения. Т. 36. Л.: Наука, 1986. 60 с.— *Буданцев Л. Ю., Гендельс Т. В.* Способ приготовления препаратов просветленных и окрашенных листьев. А. С. 1209100 (СССР). — Б. И., 1986, № 5. — *Житков В. С.* К эволюции листа в роде лапчатка (*Potentilla* L.). — Изв. ТСХА, 1972, вып. 5, с. 43—52. — *Кашкарева Л. Н.* Развитие и строение вегетативного годичного побега у *Acer platanoides* L., *A. tataricum* L., *A. negundo* L.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1985. 16 с. — *Красилов В. А.* Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 186 с. — *Мейен С. В.* Олигомеризация и полимеризация в эволюции древнейших высших растений. — В кн.: Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л.: Наука, 1977, с. 75—77. — *Мейен С. В.* Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с. — *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с. — *Синнот Э.* Морфогенез растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1963. 603 с. — *Asama K.* Evolution of the leaf forms through the ages explained by the succesive retardation and neoteny. — Sci. Rep., Tohoku Univ., 1960, 2nd Ser. (geol.), vol. 31, N 4, p. 252—280. — *Dahlgren R.* Multiple similarity of leaf between two genera of Cape plants, *Cliffortia* L. (*Rosaceae*) and *Aspalanthus* L. — Bot. Notis., 1971, vol. 124, N 2, p. 292—304. — *Ettingshausen K.* Blattskelete der Dicotyledonen. Wien, 1861. 308 p. + XCV Taf. — *Hickey L. J.* Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. — Amer. J. Bot., 1973, vol. 60, N 1, p. 17—33. — *Hickey L. J.* Origin of the major features of angiospermous leaf in the fossil record. — Cour. Fosch.-Inst. Senckenberg, Frankfurt am Main, 1978, vol. 30, p. 27—34. — *Hickey L. J., Wolf J. A.* The bases of angiosperm phylogeny: Vegetative morphology. — An. Mis. Bot. Gard., 1975, vol. 62, p. 538—589. — *Jeune B.* Modèle empirique du developpement des feuilles de dicotylédones. — Bul. Mus. Nat. Hist. Natur., 1981, vol. 3, N 4, p. 433—459. — *Jeune B.* Morphogénèse des feuilles et stipules de *Castanea sativa*. — Bul. Mus. Nat. Hist. Natur., 1982, vol. 4, N 2, p. 85—101. — *Kubitzki K., Gottlieb O. R.* Phytochemical aspects of angiosperm origin and evolution. — Acta Bot. Neerl., 1984, vol. 33, N 4, p. 457—468. — *Melville R.* Leaf venation patterns and the origin of the angiosperms. — Nature, 1969, vol. 224, N 5215, p. 121—125. — *Melville R.* Some general principles of leaf evolution. — South. Afr. J. Sci., 1971, vol. 67, N 5, p. 301—316. — *Melville R.* The terminology of leaf architecture. — Taxon, 1976, vol. 25, N 5—6, p. 549—561. — *Melville R.* Glossopteridae, Angiospermidae and the evidence for angiosperm origin. — Bot. J. Lin. Soc., 1983, vol. 86, N 3, p. 279—323. — *Merrill E. K.* Comparison of mature leaf architecture of three types in *Sorbus* L. (*Rosaceae*). — Bot. Gaz., 1978, vol. 134, N 4, p. 447—453. — *Mouton J.-A.* Sur la systématique foliaire en paléobotanique. — Bul. Soc. Bot. Fr., 1966, vol. 113, N 9, p. 492—502. — *Mouton J.-A.* Architecture de la nervation foliaire. — C. R. 92 Congr. Soc. sav., Sci., 3, 1967, p. 165—176.— *Mouton J.-A.* Contribution de la morphologie foliaire à la phylogénie des angiospermes. — C. R. 93 Congr. Soc. sav., Sci., 3, 1968, p. 199—209. — *Mouton J.-A.* La carène de la nervure médiane, nouveau caractere d'intérèt systematique. — Adansonia. Ser. 2, 1976a, N 15 (3), p. 415—417. — *Mouton J.-A.* La biometrie du limbe. — Bul. Soc. Bot. Fr., 1976b, vol. 123, p. 145—158. — *Robinson H.* Observations on fusion and evolutionary variability in the angiosperm flower. — Syst. Bot., 1985, vol. 10, N 1, p. 105—109. — *Tanai T.* Revisions of tertiary *Acer* from East Asia. — J. F. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 4, 1983, vol. 20, N 4, p. 291—390.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 29 VI 1987

В. И. Абражко

ВОДНЫЙ СТРЕСС В СООБЩЕСТВАХ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЧАСТИ РУССКОЙ РАВНИНЫ

V. I. ABRAZHKO. WATER STRESS IN COMMUNITIES OF SPRUCE FORESTS OF THE CENTRAL PART OF THE RUSSIAN PLAIN

Предпринята попытка на фактическом материале выявить нормы реакций и адаптационные возможности одного из главных эдификаторов коренных сообществ восточноевропейской тайги — *Picea abies*, сопутствующих видов кустарничков, трав — переносить критические условия дефицита влаги. Показано, что водный стресс в засуху может служить одной из причин разрушения эдифицирующих древостоев ели и экзоэкодинамических смен субклимаксовых сообществ еловых лесов.

Ель европейская *Picea abies* (L.) Karsten имеет широкий синэкологический ареал и как сильный эдификатор формирует фитоценозы в различных типах местообитаний, существенно отличающихся по важнейшим параметрам среды, в том числе и по фактору влаги. Характер и особенности увлажнения экотопов во многом определяют состав, структуру, продуктивность и динамику сообществ.

Общеизвестно, что сообщества еловых лесов часто лимитируются водными ресурсами экотопов. Периоды дефицита влаги носят закономерный характер и проявляются в виде периодически повторяющихся засух, приводящих к повреждению и усыханию еловых древостоев, частичной или полной перестройке и изменению структуры фитоценозов на всей европейской территории (Тимофеев, 1944; Маслов, 1972; Schmidt-Vogt, 1977; Asthalter, 1984; Cramer, Cramer-Middendorf, 1984, и др.).

Нормы реакций фитоценозов на критические периоды недостаточного увлажнения изменяются в зависимости от возрастного состава древостоев и структуры ценоза, типа сообществ и почвенно-грунтовых условий их формирования, продолжительности и напряженности водного стресса, общих и локальных физико-географических условий территорий и пр. Это в известной степени усложняет сравнительный анализ водного стресса и его последствий в экосистемах, однако учет указанных факторов совершенно необходим для выявления и расшифровки внутриценозных связей и стабилизирующих механизмов, определяющих организацию и устойчивость сообществ. Решение этого вопроса тесно связано и с разработкой некоторых важнейших практических мероприятий по предотвращению нежелательных эффектов водного стресса для субклимаксовых систем (снижение прироста древесины, усыхание древостоев, повышение пожароопасности, пандемические вспышки энтомовредителей и др.).

К сожалению, до сих пор мы еще не располагаем достаточными сведениями об адаптивных возможностях и пределах толерантности к режимам увлажнения эдифицирующих и доминирующих видов, формирующих субклимаксовые сообщества еловых лесов в различных типах местообитаний. В этой связи возникает необходимость изучения и оценки не только режимов увлажнения таежных экотопов, но и тех норм реакций и адаптивных механизмов ели, сопутствующих видов кустарничков, трав, мхов, которые определяют их возможности переносить критические условия водного стресса и сохранять свои устойчивые позиции в составе коренных сообществ.

Настоящее сообщение представляет попытку на фактическом материале проследить реакции субклимаксовых сообществ ели на условия водного стресса и оценить некоторые экологические и ценотические последствия этого явления.

Многолетние исследования (1967—1986 гг.) осуществлялись в относительно разновозрастных субклимаксовых сообществах ельников в Центральнолесном

ТАБЛИЦА 1

Среднемесячная температура воздуха, осадки и гидротермические коэффициенты в периоды засух и избыточного увлажнения (1938—1980 гг.)

Месяц	Температура, °С				Осадки, мм				Гидротермический коэффициент			
	1938	1939	1972	1980	1938	1939	1972	1980	1938	1939	1972	1980
Июнь	13.7	15.3	16.7	15.9	82.7	24.9	57.6	41.3	2.01	0.54	1.15	0.87
Июль	21.4	18.4	19.5	15.5	48.9	56.8	104.0	129.1	0.74	1.00	1.72	2.69
Август	19.4	17.5	17.2	13.3	25.5	3.8	18.3	203.2	0.42	0.07	0.34	4.93
Сентябрь	12.4	6.9	9.0	9.5	32.2	25.1	31.7	57.2	0.87	(1.21)	(1.17)	(2.01)
Среднее	16.8	14.6	15.6	13.6	—	—	—	—	1.01	0.71	1.09	2.63

государственном заповеднике (Калининская обл.). Изученные сообщества классифицируются как Piceetum tilioso-asperulosum, P. myrtilloso-oxalidosum, P. sphagnoso-myrtillosum, P. myrtilloso-eriophoroso-sphagnosum.[1] Фитоценозы этих систем наиболее типичны и широко представлены в структуре лесного покрова Русской равнины. Их структурно-функциональная организация хорошо отражает дифференцирующую роль перераспределения влаги в ландшафтах восточноевропейской тайги. По мере нарастания избыточного увлажнения экотонов происходят упрощение структуры и уменьшение видового разнообразия, смена доминантов нижних ярусов, снижение продуктивности сообществ. Характер и масштабы этих перестроек достаточно известны (Сукачев, 1931; Карпов, 1969; Структура и продуктивность . . ., 1973; Орлов и др., 1974, и др.).

Амплитуда изменчивости основных метеофакторов и погодных условий района исследований весьма значительна, особенно — режима увлажнения. Количество осадков в отдельные годы может отличаться более чем вдвое от средней многолетней нормы. Условный показатель увлажнения — гидротермический коэффициент (ГТК) территории достаточно высок и составляет в среднем около 1.8. Но, как показывают непосредственные наблюдения, в отдельные периоды сезонов вегетации отклонения в режиме атмосферного увлажнения могут быть еще более значительными (табл. 1). Это обусловливает и неустойчивость режима влагообеспеченности растений, существенно влияет на ход важнейших физиологических процессов, определяющих их жизненное состояние и элиминацию, изменения в структуре фитоценозов.

Оценка водного режима растений и сообществ строилась на основе сопряженного изучения основных эколого-физиологических показателей растений, сезонных и погодичных флуктуаций метеофакторов, влагообеспеченности почв.

Интенсивность транспирации определяли методом быстрого взвешивания. Измерения сосущей силы хвои и листьев проводили компенсационным методом с помощью рефрактометра (Максимов, Петинов, 1948), корней — по специально разработанной методике (Абражко, 1974). Водный дефицит охвоенных побегов определяли путем насыщения дистиллированной водой в пробирках в течение суток и выражали в процентах от содержания воды в побегах после их насыщения. Водный дефицит у трав измеряли по методу I. Catsky (1962). Давление почвенной влаги (ДПВ) в диапазоне от 0 до —0.5 атм определяли с помощью

---

[1] Детальная характеристика объектов и методика исследований даны в книге «Факторы регуляции экосистем еловых лесов» (1983).

тензиометров. Величины более низких значений находили с помощью тарировочной кривой зависимости ДПВ от влажности почвы, установленной экспериментально в лабораторных условиях.

В связи с неодинаковым иссушением отдельных почвенных горизонтов и очень неравномерным распределением корней с глубиной возникает необходимость получения усредненной характеристики влагообеспеченности растений. Для этой цели мы использовали средневзвешенный показатель — коэффициент почвенной влагообеспеченности, учитывающий дифференцированное распределение всасывающих корней растений в связи с доступностью влаги в горизонтах почвы их сосредоточения. Этот показатель рассчитывается как суммарная величина отдельных произведений давления почвенной влаги на долю сосущих (или физиологически активных) корней в тех же горизонтах почвы. Естественно, что для ценопопуляций растений (их возрастных групп, особей), различающихся по структуре и глубине корневых систем, коэффициент влагообеспеченности рассчитывается отдельно. Это позволило дать более объективную оценку почвенной влагообеспеченности как различных ценопопуляций, произрастающих в одном сообществе, так и сравнить условия их влагообеспеченности в сообществах различных типов и режимов почвенной среды.

Данные многолетних наблюдений показывают, что в преобладающем большинстве периодов, близких по ходу метеофакторов к средней многолетней норме, запасы воды в корнеобитаемом слое почвы субклимаксовых систем достаточно высоки. Почвенная влага в такие периоды всегда находится в диапазоне легкодоступных категорий. ДПВ в верхнем слое не опускается ниже —0.3÷—0.5 атм. Основные показатели водного режима (водный дефицит, сосущая сила, интенсивность транспирации листьев и хвои и др.) также свидетельствуют, что влагообеспеченность деревьев, кустарничков и трав в изученных сообществах складывается благоприятно. Так, средние значения водного дефицита хвои деревьев ели невелики и составляют 14—18, а у трав 3—6 % (Абражко, 1983). Установлено также, что в условиях высокой влагообеспеченности коренных ассоциаций еловых лесов интенсивность водообмена ценопопуляций нижних ярусов регулируется в основном факторами фитоклимата, который формируется под мощным средообразующим влиянием эдифицирующего яруса ели. В то же время с увеличением избыточного увлажнения в изученном ряду сообществ интенсивность циркуляции воды в системе почва—древостой—атмосфера возрастает, а эффективность ее использования в продукционном процессе снижается.

Наиболее детальные сведения имеются о засухах на территории Центрально-лесного государственного заповедника в 1938—1939 гг. (Трофимов, 1949; Васильев, 1950; Роде, 1950) и в 1972 г. Эти периоды характеризовались низким количеством атмосферных осадков (табл. 1), сильным снижением уровня почвенно-грунтовых вод, истощением запасов почвенной влаги, повышенной напряженностью факторов фитоклимата, отражающих условия атмосферной засухи.

Так, в августе—сентябре 1972 г. выпало всего 23 % осадков от средней мно-

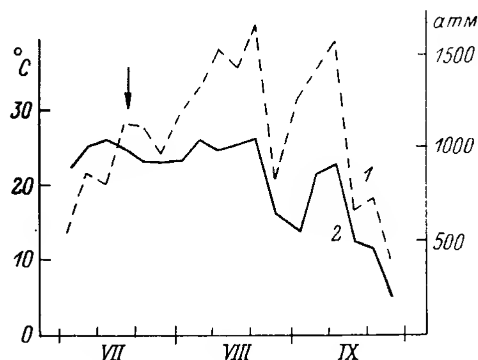


Рис. 1. Среднепентадные значения дефицита давления диффузии атмосферной влаги (1) и температуры воздуха (2) в 12—15 ч в засушливый период 1972 г.

Стрелкой отмечено начало осыпания зеленой хвои старшего возраста.

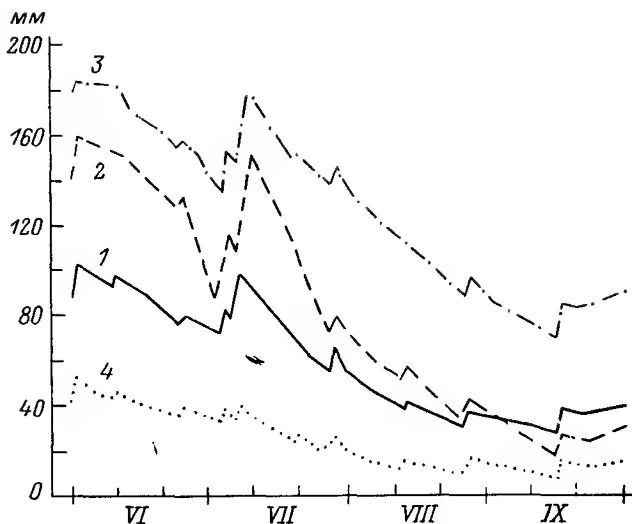


Рис. 2. Динамика запасов влаги (мм) в слое почвы 0—20 см в ельниках в 1972 г.

1 — ельник чернично-кисличный, *2* — ельник сфагново-черничный, *3* — выровненные участки в ельнике чернично-пушицево-сфагновом, *4* — повышения высотой 30—40 см в ельнике чернично-пушицево-сфагновом.

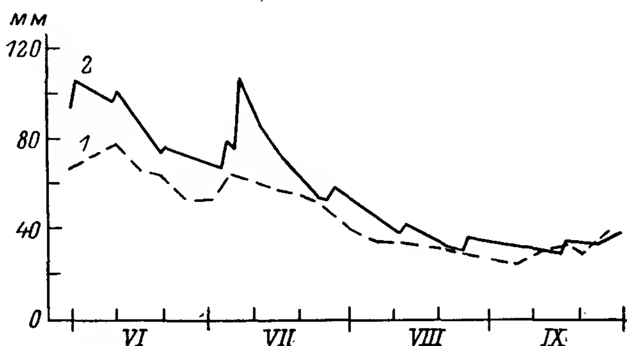


Рис. 3. Динамика запасов влаги (мм) в слое почвы 0—20 см в засуху в сообществах ельников сложного (*1*) в 1939 г. (по И. С. Васильеву, 1950) и липняково-ясменникового (*2*) в 1972 г.

голетней нормы. Жаркие солнечные дни с суховеями сопровождались низкой влажностью воздуха и высоким дефицитом давления диффузии атмосферной влаги, которое часто достигало в дневные часы 1500—1600 атм (рис. 1), а в отдельные дни превышало 2000 атм. Все это способствовало быстрому истощению запасов почвенной влаги в первую очередь из верхних горизонтов почвы, где сосредоточена основная масса сосущих корней деревьев, трав и кустарничков.

Динамика запасов влаги слоя почвы 0—20 см в различных типах сообществ в засушливый период имеет сходный характер (рис. 2, 3) и отражает ход выпадения атмосферных осадков. Обладая более низкой водоудерживающей способностью, торфяные почвы заболоченных ельников характеризуются более интенсивным уменьшением запасов влаги корнеобитаемого слоя, чем суглинистые почвы высокопродуктивных экосистем. Однако из-за своего местоположения и лучшей дренированности в почвах последних систем происходит более сильное снижение уровня почвенно-грунтовых вод (рис. 4). Это определяет и многие особенности влагообеспеченности различных типов сообществ в засуху.

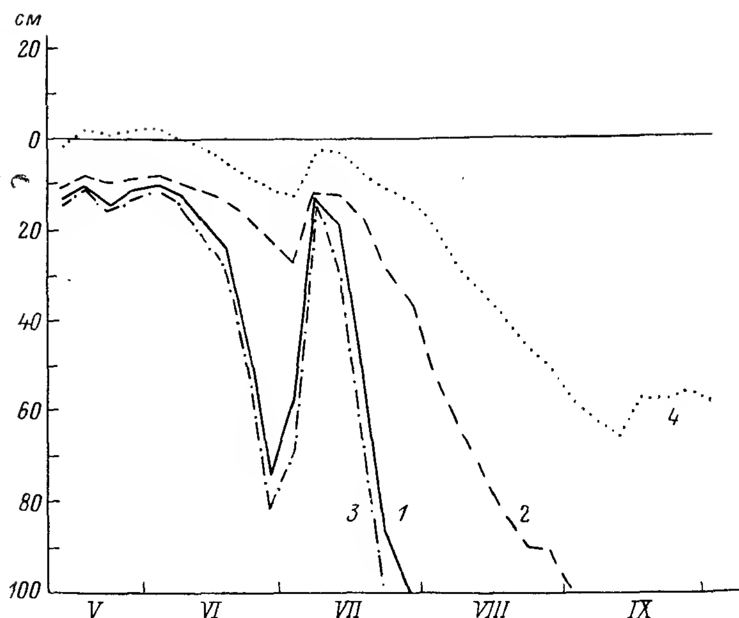


Рис. 4. Динамика уровня почвенно-грунтовых вод в 1972 г. по пентадам.

1 — ельник чернично-кисличный, 2 — ельник сфагново-черничный, 3 — ельник липняково-ясменниковый, 4 — ельник чернично-пушицево-сфагновый.

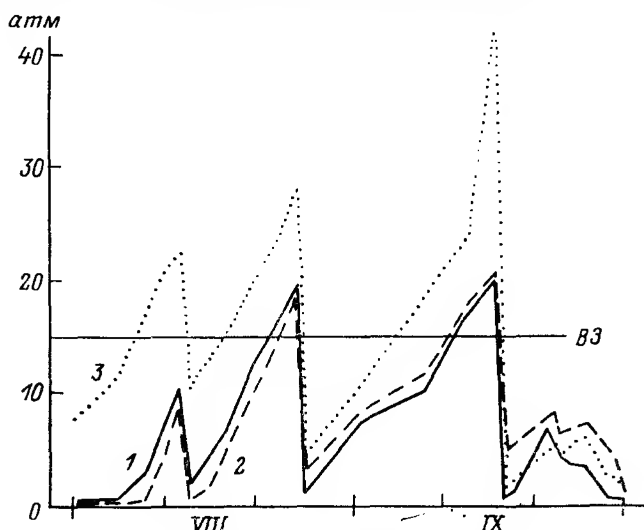


Рис. 5. Динамика давления почвенной влаги (атм) в верхнем горизонте почвы в засушливый период 1972 г.

1 — подстилка (0—6 см) в ельнике чернично-кисличном, 2 — слой 0—5 см в ельнике сфагново-черничном, 3 — слой 0—5 см повышений нанорельефа в ельнике чернично-пушицево-сфагновом. *Горизонтальная линия (ВЗ)* — давление почвенной влаги, соответствующее влажности завядания.

Снижение запасов влаги ниже величин влажности завядания (—15 атм) наблюдалось в верхних горизонтах почвы во всех типах сообществ (рис. 5). Значительно уменьшалась влажность и нижележащих горизонтов, однако доступная почвенная влага в нижней части корнеобитаемого слоя еще всегда присутствовала.

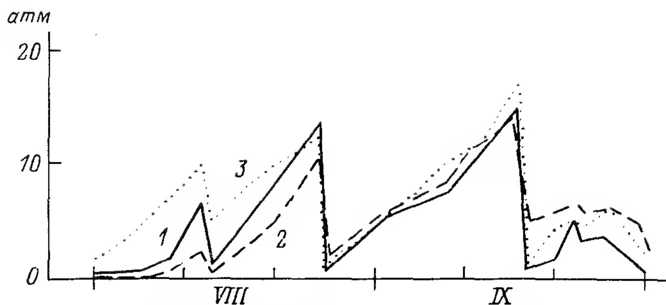


Рис. 6. Коэффициент почвенной влагообеспеченности ели (атм) в засушливый период 1972 г.
Обозначения те же, что и на рис. 5.

Наиболее сильному и продолжительному иссушению подвергались повышения нанорельефа в сообществе ельника чернично-пушицево-сфагнового, где ДПВ верхнего 5-сантиметрового слоя достигало —42 атм, а коэффициент водного обслуживания ели составлял —17.5 атм. Доступная влага в особо засушливые периоды здесь фактически отсутствовала. В то же время ДПВ в корнеобитаемом слое (0—10 см) выровненных участков в этом сообществе было, как правило, не ниже —0.3 атм. Площадь этих местоположений составляет 63 %, а масса сосредоточенных в них сосущих корней значительна — 105 кг/га. Это равно 24 % от их общего запаса. Коэффициент водного обслуживания хвои всасывающими корнями, рассчитанный с учетом только массы корней в почве выровненных участков, составил 0.09, что не ниже соответствующего показателя для высокопродуктивных древостоев. Принимая во внимание сказанное и учитывая, что почвенная влага этих местоположений в засуху не выходит за пределы легкодоступных категорий, можно сделать вывод: влагообеспеченность ели в сообществах ельника чернично-пушицево-сфагнового складывается в засушливые периоды более благоприятно, чем в сообществах других типов, несмотря на то что в почве повышений доступная влага может вовсе отсутствовать.

Наиболее неблагоприятные условия почвенной влагообеспеченности складывались в сообществах высокопродуктивных систем, причем различия между ельниками лещиняково-ясменниковым и чернично-кисличным оказались очень небольшими. Интересно, что доступность влаги в корнеобитаемом слое ельника сфагново-черничного может также сильно снижаться (рис. 6), хотя продолжительность таких периодов меньше, чем в высокопродуктивных ельниках.

Анализ основных характеристик водного режима показывает, что в засушливый период во всех типах сообществ прослеживались затруднения и нарушения водного баланса в кронах деревьев (табл. 2), особенно в высокопродуктивном ельнике чернично-кисличном. Здесь у деревьев сильно снижалась интенсивность транспирации. Водный дефицит в хвое достигал 42—52 % при значительном увеличении сосущей силы хвои и корней. Однако такие характеристики наблюдались не у всех деревьев, у многих экземпляров они были значительно ниже. Приведенные крайние величины показателей водного режима оказались близкими к сублетальным значениям, установленным для ели европейской (Pisek, Tranquillini, 1951; Lyr et al., 1967; Лархер, 1978). У многих деревьев были зафиксированы величины выше сублетальных значений, что сопровождалось осыпанием как побуревшей, так и еще зеленой хвои, отмиранием не только отдельных деревьев, но и многих биогрупп.

Весьма существенно, что эффекты водного стресса прослеживаются в кронах многих деревьев уже после сравнительно непродолжительных периодов — 7—10 жарких сухих дней с повышенной напряженностью факторов фитокли-

мата и при высокой доступности влаги в почве. Так, например, заметное повышение водного дефицита в кронах и частичное осыпание хвои наблюдались уже в середине июля 1972 г. (рис. 1), когда коэффициент почвенной влагообеспеченности едва был выше —0.2 атм. Интересно, однако, что водный дефицит в осыпающейся зеленой хвое иногда не достигал и 30 %, что гораздо ниже сублетальной величины. Очевидно, что это явление тесно связано с повышенной солнечной радиацией и перегревом хвои. Увеличение дефицита почвенной влаги и ухудшение водоснабжения деревьев в засуху существенно усиливает этот эффект. Как правило, чем старше хвоя, тем она больше повреждается и осыпается. Хвоя текущего года фактически не повреждалась, за исключением полностью усыхающих деревьев.

В древостоях ельников сфагново-черничного и чернично-пушицево-сфагнового в целом столь значительных отклонений характеристик водного режима от оптимальных значений не наблюдалось, что свидетельствует о лучших условиях влагообеспеченности ели в этих системах. Однако и здесь достаточно ясно прослеживались нарушения водного баланса. Визуальные наблюдения свидетельствуют, что в экотонах с избыточным увлажнением происходило также усыхание отдельных деревьев и биогрупп, но в гораздо меньшем масштабе, чем в сообществах зеленомошных и сложных ельников. Чаще всего усыхающая часть древостоев была представлена более ослабленными экземплярами старших поколений.

Повышенная чувствительность эдифицирующих синузий высокопродуктивных ельников к засухе отчасти объясняется более низким коэффициентом водного обслуживания хвои всасывающими корнями по сравнению с древостоями сфагновых ельников (табл. 2). К тому же, имея более значительную высоту и размеры крон, деревья высокопродуктивных ельников испытывают и большее сопротивление водному току от корней к хвое.

Следует также учитывать, что ухудшение водоснабжения деревьев в засуху происходит и вследствие опробковения и частичного отмирания сосущих ко-

ТАБЛИЦА 2

Показатели водного режима древостоев *Picea abies* в условиях достаточного увлажнения (а) и в засушливый период 1972 г. (б)*

Тип сообщества	Среднедневная интенсивность транспирации хвои, мг/г сырого веса в час		Водный дефицит, %		Сосущая сила, атм				Коэффициент водного обслуживания хвои сосущими корнями
					хвои		корней		
	а	б	а	б	а	б	а	б	
Piceetum tilioso-asperulosum	—	—	9.4—26.3	36.2—39.4	18.4—30.6	36.5—39.8	1.5—7.0	20.4—26.8	—
P. myrtilloso-oxalidosum	23—130	36—63	6.5—25.6	41.8—52.3	16.0—30.8	39.7—44.4	1.6—7.2	22.2—27.4	0.08
P. sphagnoso-myrtillosum	20—152	78—125	4.0—24.9	35.4	15.5—31.0	32.2—36.3	1.4—6.8	13.3—27.3	0.13
P. myrtilloso-eriophoroso-sphagnosum	32—193	83—137	4.6—23.4	37.0	17.3—34.3	30.1—35.3	0.8—6.5**	6.4—21.7**	0.34

* Хвоя и побеги 2—3 лет.
** Повышения нанорельефа.

решков. Это хорошо прослеживалось в сильно пересыхающих верхних горизонтах почв и особенно в повышениях нанорельефа сфагновых ельников. Однако сокращение всасывающей поверхности в верхней части корнеобитаемого слоя отчасти компенсируется освоением корнями более влажных нижележащих горизонтов почвы, что наиболее характерно для сообществ заболоченных ельников в периоды освобождения рыхлых торфянистых почв от почвенно-грунтовых вод.

Выясняется, что последствия засухи тесно связаны с плотностью эдифицирующих синузий древостоев. Повышенная напряженность корневой конкуренции за влагу и способствовала массовому отпаду деревьев и локальному разрушению высокополнотного (0.97) древостоя ельника черничио-кисличного. Эффекты засухи в древостое ельника лишняково-ясменникового с более низкой полнотой (0.69) проявлялись в меньшей степени, поскольку конкуренция за почвенную влагу между меньшим количеством деревьев протекала менее напряженно, чем в ельнике черничпо-кисличном.

Развитие водного стресса в древостоях ели и ослабление жизненного состояния деревьев сопровождались вспышкой размножения короедов. Они поселялись часто на внешне здоровых деревьях, характеристики водного режима которых были еще далеки от сублетальных значений. Самым распространенным оказался Ips typographus L. Осыпание зеленой хвои с поврежденных деревьев заметно усиливалось, что ускоряло их гибель.

Реакция на засуху ценопопуляций трав и кустарничков в коренных сообществах еловых лесов весьма специфична. Она обусловлена прежде всего тем, что основная масса корней в изученных экосистемах сконцентрирована в верхнем слое почвы. Порой даже небольшие различия в глубине и мощности развития корневых систем у трав и кустарничков могут иметь важное значение в критических условиях дефицита почвенной влаги. Поэтому реакции на водный стресс и конкуренцию со стороны корней за влагу у различных ценопопуляций имеют свои видовые особенности и в разных типах сообществ проявляются неодинаково.

Характерно, что наиболее сильное проявление водного стресса обнаружено у видов трав, корни которых сосредоточены в самом верхнем горизонте почвы. Как было отмечено, запасы влаги этого слоя в засуху 1972 г. падали ниже величин влажности завядания. Общая продолжительность такого периода в высокопродуктивных системах составляла 6—9 дн, а для повышений в ельнике чернично-пушицево-сфагновом — около 27 дн.

Наиболее значительные нарушения водного режима были зарегистрированы у корнеподстилочных видов таежного комплекса в сообществе ельника черничио-кисличного с повышенной плотностью ели, где напряженность корневой конкуренции за влагу была самая высокая. У *Oxalis acetosella*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Thelypteris phegopteris* водный дефицит, как и другие характеристики, достигал критических значений (35—49 % и более), при которых наблюдались устойчивое завядание и отмирание листьев. Сублетальные показатели были обнаружены ранее всего у растений, приуроченных к повышениям нанорельефа. Наиболее значительное повреждение и отмирание листьев, достигавшие более 50—60 %, наблюдались у кислицы. Однако оказалось, что несмотря на отмирание части тонких корневых окончаний, заметного повреждения подземных органов, в частности почек возобновления, у растений с отмершими листьями не отмечалось. Очевидно, это является одной из важнейших адаптационных реакций бореальных видов, позволяющей им избегать губительных последствий водного стресса и удерживать свои ценотические позиции в жестких условиях корневой конкуренции с деревьями в коренных сообществах еловых лесов.

У некоторых видов неморальной группы (*Pulmonaria obscura*, *Galeobdolon luteum*. *Stellaria holostea*) в засушливые периоды также наблюдались хорош

выраженные признаки устойчивого завядания, повреждения и усыхания листьев.

Многие виды трав, имеющие более глубокие и развитые корневые системы (*Dryopteris austriaca*, *Polygonatum multiflorum*, *Athyrium filix-femina* и др.), лучше приспособлены к дефициту почвенной влаги. Водный дефицит в листьях этих растений редко превышал 20—30 %.

Водный дефицит у кустарничков (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*) в засушливый период достигал 26—38 %. При этом реакции на засуху у этих видов заметно различались. У черники с продолжением засухи наблюдались пожелтение, частичное покраснение, а затем преждевременное опадение основной массы листьев.

Вечнозеленая брусника оказалась более чувствительной к засухе. Так, в середине сентября 1972 г. появились побеги с темными отмирающими листьями, у которых водный дефицит достигал и превышал сублетальные значения. Эти растения были приурочены к повышениям нанорельефа в сообществах ельников сфагново-черничного и чернично-пушицево-сфагнового.

В засушливые периоды наблюдалась усиленная элиминация всходов и ювенильных форм многих растений (*Picea abies*, *Milium effusum*, *Festuca altissima*, *Oxalis acetosella* и др.), которые характеризуются повышенной чувствительностью к дефициту влаги из-за слаборазвитой корневой системы и низкой водоудерживающей способности листьев. В известной степени это дает некоторые преимущества тем видам, размножение которых в изученных сообществах осуществляется в основном вегетативным путем.

Данные фактических наблюдений (Тимофеев, 1944; Трофимов, 1949; Васильев, 1950; Роде, 1950) свидетельствуют о том, что засуха 1938—1939 гг. в Центральнолесном государственном заповеднике и на обширных прилегающих территориях была более продолжительной и напряженной, чем в 1972 г. В вегетационные периоды этих лет зарегистрированы самое низкое количество осадков, особенно в 1939 г. (табл. 1), снижение уровня почвенно-грунтовых вод и истощение запасов почвенной влаги (рис. 3). Периоды, в течение которых влажность подстилки в ельнике сложном была ниже влажности завядания, составляли около 15—17 дн. Отпад деревьев ели достигал 10—15 %. Наиболее сильное усыхание ели было зафиксировано в высокопродуктивных сообществах ельников сложных и кисличных. Чаще всего усыхали крупномерные экземпляры в возрасте 150—200 лет. Но, как отмечает Т. Т. Трофимов, усыхали и молодняки, и самосев ели до 10 лет. В начале августа 1939 г. стали осыпаться листья у березы, ольхи, орешника. К середине августа усохло много кислицы, зеленчука, сморщились листья у копытеня и пр. Засуха дополнялась эффектами суровой зимы 1938/1939 г., в результате чего в следующем сезоне не было обнаружено осоки лесной, почти совсем выпали из травостоя ясменник душистый, овсяница лесная. Сильно пострадали перелеска, копытень, фиалка удивительная и другие виды. Произошли заметные изменения в синузиальной структуре травостоя. Так, в частности, в сложных ельниках кислица «вегетативно разрослась значительно, нередко заполняя те места, которые обнажились в связи с выпадением ясменника, овсяницы, женского папоротника» (Трофимов, 1949 : 230).

Выясняется, что для видов субклимаксовых сообществ еловых лесов наиболее характерны 2 основных типа реакций растений на засуху. Первый из них заключается в «избегании» водного стресса путем сбрасывания листьев, предотвращения полного высыхания растений и таким образом сохранения их жизнеспособного состояния (например, многие листопадные деревья и кустарники, корнеподстилочные виды таежного мелкотравья). Оказывается, в известной степени свойство «эфемероидности» обнаруживается в засуху у многих таежных видов. Второй тип характерен в основном для феноритмотипов вечнозеленых и летне-зимне-зеленых растений (*Picea abies*, *Vaccinium vitis-idaea*,

Lycopodium annotinum, *Goodyera repens*, *Asarum europaeum*, *Festuca altissima* и др.). Поскольку эти растения сохраняют листья в течение всего вегетационного периода, то они вынуждены активно «сопротивляться» и выдерживать критические условия дефицита влаги за счет внутренних физиологических механизмов регуляции водного баланса. Способы и адаптационные механизмы этих реакций детально рассмотрены в работе J. Levitt (1972).

Масштабы и характер изменений в структуре субклимаксовых сообществ в результате засух в основном определяются состоянием эдифицирующих синузий ели. При сохранении древесного яруса как главного регулятора межпопуляционных отношений существенных изменений в структуре сообществ не происходит, хотя флуктуационная изменчивость в травяно-кустарничковом ярусе может прослеживаться довольно четко, особенно после повторяющихся друг за другом засушливых сезонов. Локальное или полное разрушение древостоев в засуху снимает их конкурентные ограничения для растений подчиненных ярусов в использовании ресурсов экотопа (свет, влага, элементы минерального питания и пр.) и сопровождается перестройкой внутриценозных связей в системе. Это приводит к формированию растительных группировок нового видового состава и структуры. Так, в результате распада древостоя в ельнике чернично-кисличном началось обильное разрастание *Dryopteris austriaca*, *Sorbus aucuparia*, *Linnaea borealis*, *Oxalis acetosella* и др. В состав нарушенного сообщества начали активно внедряться новые виды: *Rubus idaeus*, *Chamerion angustifolium*, *Milium effusum*, *Stellaria holostea* и др. Такие сложные по составу, но неустойчивые группировки весьма характерны для начального этапа формирования вторичных сообществ в результате разрушения субклимаксовых систем.

При локальном разрушении древостоев в результате засухи в сообществах ельника сфагново-черничного изменения в структуре нижних ярусов менее значительны, чем в сообществах сложных и кисличных ельников. Эдифицирующая роль ели здесь несколько снижена, внедрение новых видов в нарушенное сообщество во многом ограничено неблагоприятными режимами эдафотопа. усилением эдификаторных влияний сфагновых мхов (*Sphagnum girgensohnii*. *S. magellanicum*). На участках с распадом древостоев отмечалось разрастание в виде крупных пятен *Linnaea borealis*, с появлением валежа и на микроповышениях — *Rubus idaeus*, *Oxalis acetosella*. Заметно усиливается развитие сохранившегося подроста ели, *Vaccinium myrtillus*, *Sorbus aucuparia*, появляются отдельные экземпляры *Dryopteris austriaca*. Происходят изменения в синузиях мхов, появляется *Polytrichum commune*.

Такие изменения в структуре нижних ярусов отражают не только динамику режимов увлажнения, но и многие опосредованные влияния фактора влаги. сопряженно связанные с изменениями и других условий среды. Они включают в себя также сложную перестройку межпопуляционных отношений и многие специфические нормы реакций растений, позволяющих тем или иным видам использовать свои преимущества в укреплении и расширении своих ценотических позиций в зависимости от изменения условий фитосреды сообществ.

Таким образом, *Picea abies* может испытывать серьезные затруднения в водоснабжении и регуляции своего водного баланса в тех природных регионах. где она формирует субклимаксовые сообщества и занимает устойчивые позиции в структуре растительного покрова. Положительный баланс влаги в экотопах восточноевропейской тайги представляет собой одно из основных условий формирования коренных ассоциаций еловых лесов. Однако диапазон изменчивости параметров увлажнения включает также критические ситуации и экотопические ограничения фактора влаги. В то же время выясняется, что устойчивость субклимаксовых сообществ к засухам ограничена пределами толерантности самой ели. Распад эдифицирующих синузий и нарушение гомеостатических механизмов в системе приводят к экзоэкодинамическим сменам суб-

климаксовых сообществ. Со снижением эдификаторной роли ели в ряду типов от высокопродуктивных до заболоченных сфагновых ельников изменения в флористическом составе, структуре и скорость перестройки нарушенных сообществ существенно ослабевают.

Как ни парадоксально, но многие виды растений нижних ярусов в коренных ассоциациях еловых лесов лучше приспособлены к водному стрессу, чем главный эдификатор — ель.

Полученный фактический материал подтверждает высокую зависимость ели европейской от влагообеспеченности экотопов. Потребность ели в воде возрастает с увеличением аридности климата и становится ограничивающим фактором ее географического распространения.

ЛИТЕРАТУРА

Абражко В. И. Методика определения сосущей силы корней деревьев в полевых условиях. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 4, с. 529—534. — *Абражко В. И.* Особенности водного режима кустарничков и трав. — В кн.: Факторы регуляции экосистем еловых лесов. Л.: Наука, 1983, с. 256—264. — *Васильев И. С.* Водный режим подзолистых почв. — Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева, 1950, т. 32, с. 74—296. — *Карпов В. Г.* Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л.: Наука, 1969. 336 с. — *Лархер В.* Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с. — *Максимов Н. А., Петинов Н. С.* Определение сосущей силы листьев методом компенсации с помощью рефрактометра. — ДАН СССР, 1948, т. 62, № 4, с. 537—540. — *Маслов А. Д.* Усыхание еловых лесов от засух на европейской территории СССР. — Лесоведение, 1972, № 6, с. 77—87. — *Орлов А. Я., Кошельков С. П., Осипов В. В., Соколов А. А.* Типы лесных биогеоценозов южной тайги. М.: Наука, 1974. 231 с. — *Роде А. А.* Режим почвенно-грунтовых вод подзолистых и болотных почв. — Тр. Почв. ин-та им. В. В. Докучаева, 1950, т. 32, с. 5—73. — *Структура* и продуктивность еловых лесов южной тайги / Под ред. В. Г. Карпова. Л.: Наука, 1973. 311 с. — *Сукачев В. Н.* Руководство к исследованию типов лесов. М.; Л.: Госиздат, 1931. 327 с. — *Тимофеев В. П.* Борьба с усыханием ели. М.: Гослестехиздат, 1944. 48 с. — *Трофимов Т. Т.* Влияние засушливого лета 1938 и 1939 гг. и суровой зимы 1939/40 г. на некоторые виды растений. — В кн.: Научно-методические записки. Вып. 12. М., 1949, с. 223—247. — *Факторы* регуляции экосистем еловых лесов / Под ред. В. Г. Карпова. Л.: Наука, 1983. 318 с. — *Asthalter R.* Trokenperioden und Waldschäden aus forstgeschichtlicher und standortskundlicher. Sicht. — Allg. Forstz., 1984, Bd 39, N 2, p. 549—551. — *Catsky I.* Determination of water deficit in disks cut of foliage leaves. — Biol. Plantarum, 1962, N 4, p. 306—314. — *Cramer H. H., Cramer-Middendorf M.* Untersuchungen über Zusammenhänge zwischen Schädensperioden und Klimafaktoren in mitteleuropäischen Forsten seit 1851. — Pflanzenschutz-Nachr. Bayer, 1984, Bd 37, N 2, S. 208—334. — *Levitt J.* Responses of plant to environmental stresses. New York; London: Academic Press, 1972. 697 p. — *Lyr H., Polster H., Fiedler H. J.* Gehölzphysiologie. Jena, 1967. 444 S. — *Pisek A., Tranquillini W.* Transpiration und Wasserhaushalt der Fichte (*Picea excelsa*) bei zunehmender Luft- und Bodentrockenheit. — Physiologia Plantarum, Copenhagen, 1951, Bd 4, N 1, S. 1—27. — *Schmidt-Vogt H.* Die Fichte. Bd 1. Hamburg; Berlin, 1977. 647 S.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 4 V 1987.

УДК 581.526.53 : 582.542.1

Бот. журн., т. 73, № 4

И. В. Борисова, Т. А. Попова

НЕКОТОРЫЕ ЭКОЛОГО-ФИТОЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТЕПНЫХ ДЕРНОВИННЫХ ЗЛАКОВ

I. V. BORISOVA, T. A. POPOVA. SOME ECOLOGICAL AND PHYTOCOENOTICAL CHARACTERS OF STEPPE BUNCH-GRASSES

Рассмотрены такие эколого-фитоценотические особенности степных дерновинных злаков, как размещение особей по площади фитоценоза, образование ими нанорельефа, дина-

мика панорельефа и его влияние на влажность почвы в зонах дерновины и корней, в кальвициях. В разных типах степей особи дерновинных злаков размещены мелкими группами одного или разных видов. Становление и разрушение панорельефа связано с изменением жизнедеятельности растений в онтогенезе. Влажность почвы в дерновинах и под ними выше, чем на той же глубине в кальвициях.

В степных растительных сообществах эдификаторной в большинстве случаев является синузия дерновинных злаков (Лавренко, 1940, 1941, 1956, 1980). Обычно ее формируют различные виды родов *Stipa*, *Festuca*, *Koeleria*, *Agropyron*, *Cleistogenes* и др. По отдельности или в разных комбинациях они ежегодно образуют основную часть фитомассы сообщества, так как им принадлежит значительная доля в проективном покрытии и в общем задернении почвы. Кроме того, дерновинные злаки являются создателями и преобразователями панорельефа, участвуют в перераспределении влаги в почве и т. д.

В настоящей статье рассматриваются 3 эколого-фитоценотических аспекта роли степных дерновинных злаков в сообществах, а именно: характер размещения особей по площади фитоценоза, образование панорельефа, обусловленного жизнедеятельностью растений, и влажность почвы в дерновинах и кальвициях.

Материал собран в период работ биокомплексной экспедиции Ботанического и Зоологического институтов АН СССР в Казахстане (Биокомплексные исследования. . ., 1969а, б, 1976) и совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции (Пустынные степи. . ., 1980, 1981; Сухие степи МНР, 1984, 1988).

Размещение особей и формирование панорельефа были изучены путем зарисовки горизонтальных и вертикальных проекций, влажность почвы определялась весовым методом. Кроме того, для сравнения с нашими материалами использованы зарисовки горизонтальных проекций степных дерновинных злаков, имеющиеся в работах Е. М. Лавренко (1940), А. В. Калининой (1954), Т. И. Исаченко и Е. И. Рачковской (1961).

Размещение особей степных дерновинных злаков. Известно, что характер распределения особей по площади фитоценоза является одним из внешних выражений их взаимоотношений.

«В степном травостое дерновинные злаки никогда не образуют сплошного покрова (дерна) в приземной части травостоя, хотя в некоторых случаях верхушки их крон и могут смыкаться» (Лавренко, 1941 : 45). Между дерновинами имеются междерновинные промежутки или кальвиции (по Высоцкому, 1915). Размеры их увеличиваются по направлению с севера на юг, от луговых к опустыненным степям.

Размещение особей степных дерновинных злаков в первую очередь зависит от способа распространения их зачатков. Перистые ковыли *Stipa kirghizorum* P. Smirn., *S. korshinskyi* Roshev., *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *S. pennata* L., *S. zalesskii* Wilensky и другие виды эуанемохоры; ковыльки *Stipa glareosa* P. Smirn., *S. gobica* Roshev., *S. klemenzii* Roshev., *S. orientalis* Trin. — анемохоры: ковыли-волосатики *Stipa capillata* L., *S. krylovii* Roshev., *S. sareptana* A. Beck. и другие виды — гемианемохоры-зоохоры; типчак *Festuca valesiaca* Gaudin, тонконог *Koeleria cristata* (L.) Pers., степные мятлики *Poa attenuata* Trin., *P. stepposa* (Kryl.) Roshev. — гемианемохоры; житняки *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., *A. pectinatum* (Bieb.) Beauv., ломкоколосник *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski — барохоры (Беспалова, 1969; Беспалова и др., 1980). Дальность полета зерновок ковылей-эуанемохоров, по наблюдениям З. Г. Беспаловой (1969), достигает у *S. kirghizorum* 3—7 м, у *S. lessingiana* составляет 2—3 м, а при порывах ветра — у первого вида 20—30 м, у второго — до 100 м. Упавшие зерновки вторично вверх не поднимаются. В урожайные годы в последние дни плодоношения зерновки перистых ковылей скручиваются остями (по 20—25 остей) и опадают пучком. Данные А. П. Пономарева и Л. Ф. Зв

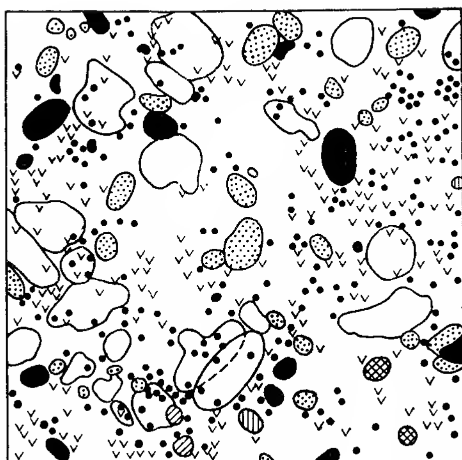


Рис. 1. Размещение молодых и взрослых особей основных доминантов тонковатополынно-типчаково-ковылкового сообщества (Центральный Казахстан).

1 — *Artemisia gracilescens*; 2 — *Stipa lessingiana*, взрослые особи; 3 — *S. lessingiana*, ювенильные особи; 4 — *Festuca valesiaca*, взрослые особи; 5 — *F. valesiaca*, всходы и ювенильные особи; 6 — *Stipa sareptana*; 7 — *Poa bulbosa*.

рыгиной (1949) также свидетельствуют о том, что зерновки перистых ковылей *Stipa pennata*, *S. zalesskii*, *S. tirsa* Stev. (=*S. stenophylla*) разносятся ветром на расстояние не более 3—4 м.

У ковыльков плоды всегда опадают поодиночке вблизи материнского растения. Единичные зерновки *S. orientalis* улетают всего на 1.5 м. Зерновки *Festuca valesiaca* могут отлетать на 1—2 м (Беспалова, 1969).

Таким образом, дальность переноса зерновок степных дерновинных злаков в обычных условиях невелика. Они чаще всего падают недалеко от материнских растений, задерживаются любыми препятствиями (камнями, растениями и др.). Поэтому всходы степных дерновинных злаков обычно приурочены к большим дерновинам, кустикам разнотравья или полукустарничков (рис. 1), особенно в опустыненных степях Казахстана и в пустынных степях Монголии (Борисова, 1976; Попова, 1976). Лавренко (1941) также наблюдал прорастание зерновок ковылей между материнскими дерновинами.

Свойство зерновок степных дерновинных злаков опадать недалеко, накапливаться и прорастать вблизи от материнских или под сенью других растений приводит к тому, что размещение дерновин в сообществе носит мелкогрупповой характер. Этот феномен можно видеть в самых разных типах степей, от луговых до опустыненных и пустынных (рис. 2 и 3 в настоящей статье,[1] а также рис. 13, 18, 20, 23 в работе Лавренко (1940)).

В Казахстане прослеживается постепенное укрупнение дерновин по направлению с севера на юг, т. е. по мере ухудшения условий увлажнения (рис. 2). Можно предположить, что в этом же направлении увеличивается и продолжительность жизни степных дерновинных злаков.

Молодые дерновины в основании чаще всего имеют треугольную или округлую форму (Борисова, Попова, 1971). По мере взросления форма их может измениться на округлую (после треугольной) или овальную и далее подковообразную и т. п. Дерновины одноименного вида, поселившиеся рядом, при разрастании иногда «сливаются», образуют цепочки, приобретающие причудливые очертания (рис. 4, *А*). Это контагиозный тип размещения (Василевич, 1969).

Очень часто особи разных видов степных дерновинных злаков растут рядом. На это указывал еще Е. П. Коровин (1934). Они формируют также мелкие группы (рис. 4, *Б*), цепочки (или «гнезда», по В. И. Евсееву, 1954). Иногда, особенно в опустыненных и пустынных степях, возле дерновин или в дерновинах стареющих и старых особей размещаются представители разнотравья, других видов злаков, степные полукустарнички и даже отдельные парциальные кусты корневищных кустарников, образуя также мелкие своеобразные группы растений (рис. 4, *В*). Учет разновозрастных особей *Cleistogenes songorica*, про-

[1] На рисунках показаны основания дерновин (разнотравье убрано). В луговых и разнотравных степях точками изображены также основания парциальных кустов корневищных злаков в основном *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub.

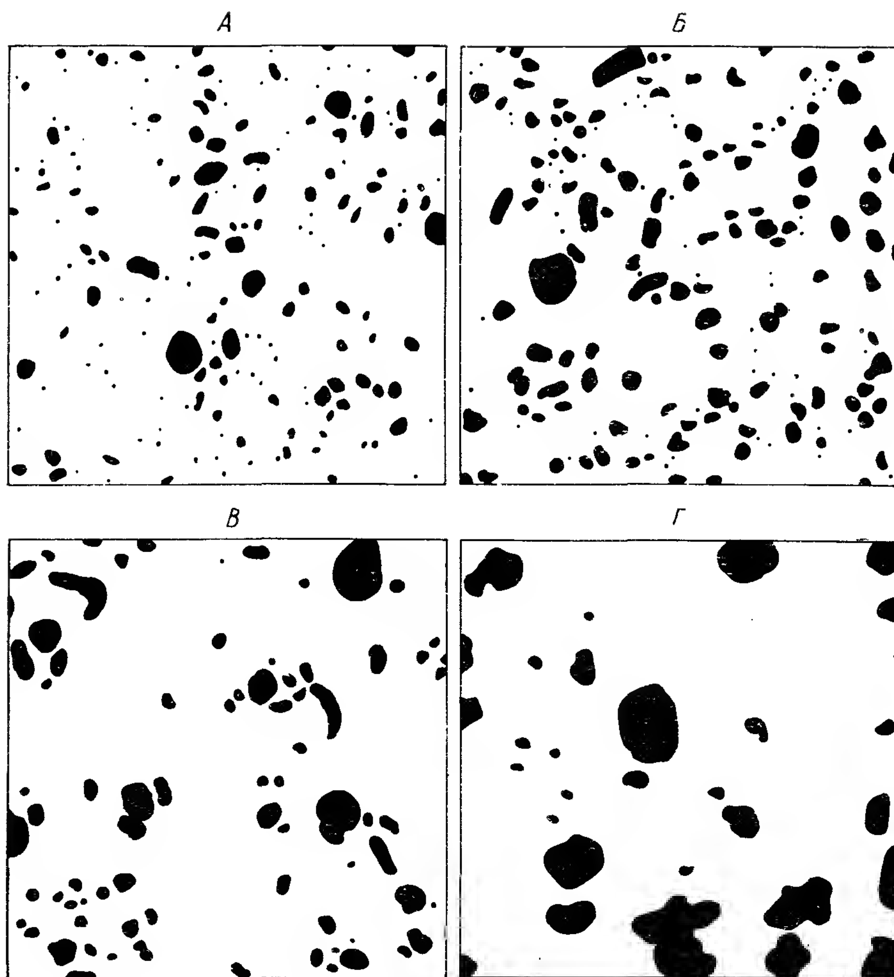


Рис. 2. Размещение дерновин злаков в различных типах степей Казахстана (Борисова, 1961).

А — разнотравно-злаковая луговая степь, *Б* — разнотравно-типчаково-красноковыльная настоящая степь, *В* — грудницево-типчаково-ковылковая сухая степь, *Г* — тонковатополынно-типчаково-ковылковая опустыненная степь. Здесь и на рис. 3 и 4 показаны только основания дерновин (*точки*), а на рис. 3, *А*, *Б* — также основания парциальных кустов корневищных злаков.

веденный в холоднополынно-змеевково-ковыльковой степи (Булган сомон, МНР), показал, что совместно со змеевкой произрастают 10 видов других многолетних растений (табл. 1).

Оказалось, что плотные дерновины, образованные молодыми особями, лишены посторонних растений. Наиболее разнообразен состав видов, поселившихся возле стареющих и старых особей, дерновины которых уже более чем наполовину мертвые. В отмерших участках дерновин змеевки часто прорастают семена однолетников, особенно *Corispermum mongolicum* Iljin и *Salsola australis* R. Br. и др. Коровин (1934) считал, что агрегатная форма совместного существования растений свойственна только высокогорной пустыне. Однако она наблюдается в различных типах степей, особенно в более засушливых — опустыненных и пустынных.

Ф о р м и р о в а н и е н а н о р е л ь е ф а. Нанорельеф «представляет собой мелкие неровности поверхности, не всегда обнаруживающие четкое чере-

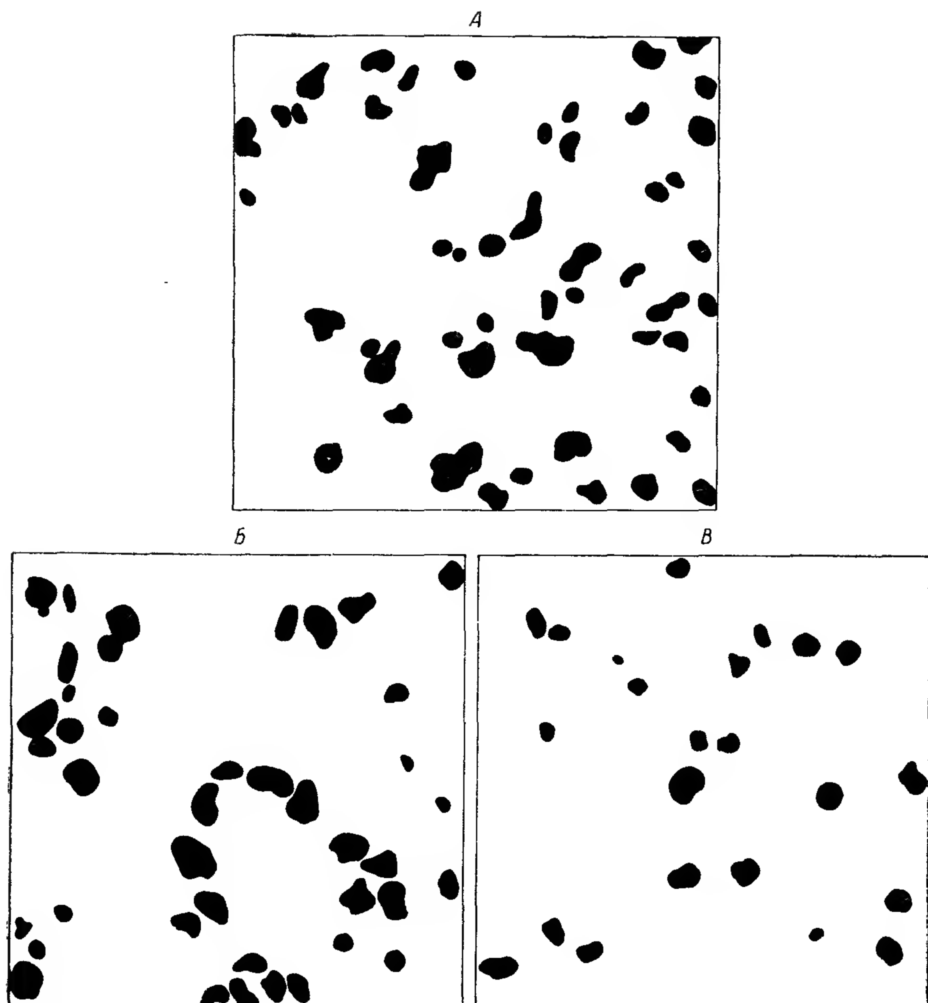


Рис. 3. Размещение дерновин злаков в сухих (Средняя Халха) и пустынных (горные степи южной части Монгольского Алтая, 1800 м над ур. м.) степях Монголии.

А — холоднополынно-житняково-змеевковая с караганами сухая степь (рисунок Ц. Даважамца), *Б* — баглурово-аяниево-ковыльковая пустынная степь в ложбине (рисунок Т. И. Казанцевой), *В* — аяниево-баглурово-ковыльковая пустынная степь на плакоре (рисунок Казанцевой).

дование повышенных и пониженных элементов» (Доскач и др., 1959 : 64). Существенную роль в образовании нанорельефа наряду с другими факторами (ветер, животные) играют растения, особенно плотно- и рыхлодерновинные виды. Лавренко (1952 : 68) отметил, что «Для Центральной Азии, при обширном распространении в ее пределах легких почв и при сильных ветрах, вообще очень характерно широкое распространение эолово-фитогенного нано- и микрорельефа». Во многом это высказывание справедливо и для Казахстана.

В одних степных сообществах нанорельеф, образованный дерновинными злаками, выражен лучше, в других — хуже. Дерновины представителей родов *Stipa*, *Cleistogenes* и других образуют компактные нанобугорки, а родов *Festuca*, *Koeleria*, *Poa* — более плоские, размытые. По-видимому, это связано первоначально с глубиной внедрения зерновок в почву, но особенно — с характером побегов: степенью их твердости, высотой остающейся стерни и др. Чем глубже внедряется зерновка, тем больший объем почвы при разрастании дерновины

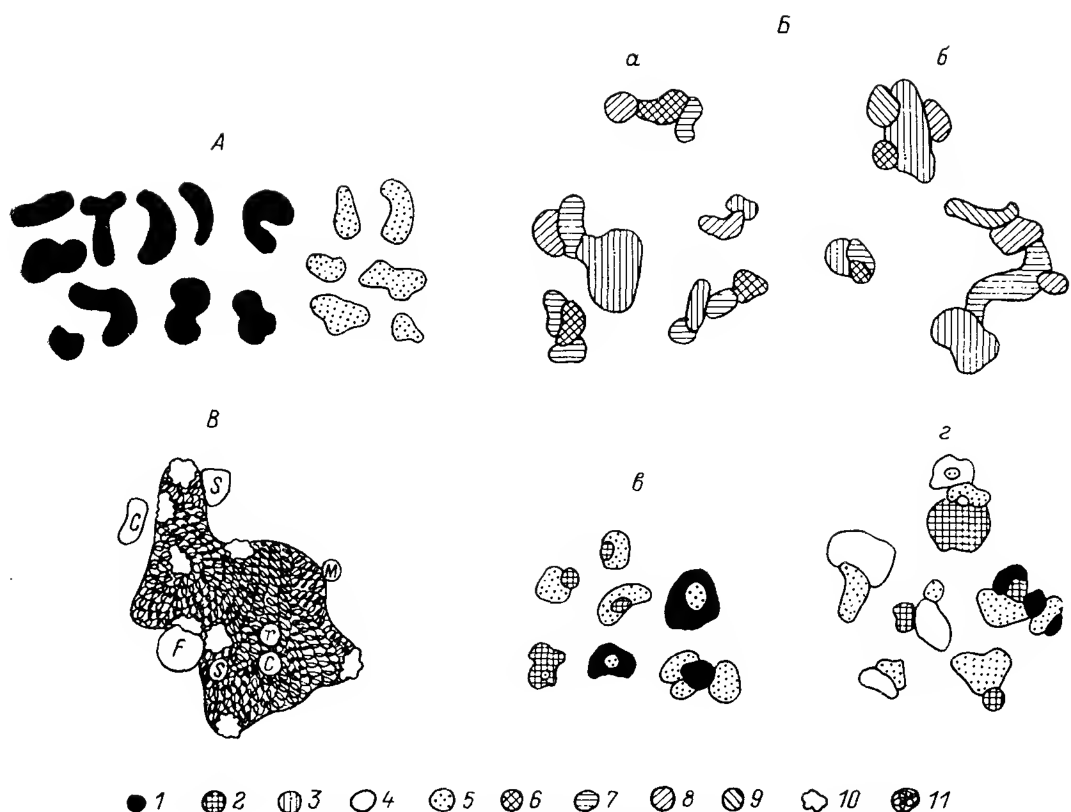


Рис. 4. Примеры различных форм сочетания особей степных дерновинных злаков (*А*, *Б*), а также злаков и разнотравья (*В*).

А — разные формы дерновин, *Б* — разные формы сочетания степных дерновинных злаков: *а* — житняково-змеевково-тырсовая степь (Калинина, 1954), *б* — разнотравно-мелкозлаковая степь (Калинина, 1954), *в* — типчаково-ковыльная степь (Исаченко, Рачковская, 1961), *г* — типчаково-коржинскоковыльно-ковылковая степь (Исаченко, Рачковская, 1961); *В* — старая дерновина *Cleistogenes songorica* с сопутствующими видами. *1* — *Stipa lessingiana*, *2* — *S. zalesskii*, *3* — *S. krylovii*, *4* — *S. korshinskyi*, *5* — *Festuca valesiaca*, *6* — *Agropyron cristatum*, *7* — *Cleistogenes squarrosa*, *8* — *Koeleria cristata*, *9* — *Poa attenuata*, *10* — живые участки дерновины, *11* — отмершие участки дерновины; *S* — *Stipa gobica*, *C* — *Convolvulus ammanii*, *F* — *Artemisia frigida*, *M* — *Allium mongolicum*, *r* — *Salsola australis*.

постепенно вытесняется наружу, и образуется вокруг нее «насыпь», но не «валик», как считали Пономарев и Зворыгина (1949).

Более активное участие в формировании нанорельефа принимают различные виды ковылей, имеющие относительно грубые соломины с плотными влагалищами листьев, сухие остатки (ветошь) которых задерживают и собирают вокруг себя мелкозем.[2] Кроме того, их зерновки внедряются в почву на глубину от 0.5—1.5 до 4 см.

В монгольских степях хорошими образователями нанорельефа являются змеевки (*Cleistogenes*), о чем писали еще А. А. Юнатов (1950) и Лавренко (1952). Виды родов *Festuca* и *Koeleria* с их более мягкими, чем у ковылей, побегами и влагалищами листьев, которые в меньшей степени, чем у ковылей, выступают над поверхностью почвы, являются более слабыми нанорельефообразователями (зерновки их прорастают на поверхности почвы).

---

[2] Интересно, что в пустынной холоднополынно-змеевково-ковыльковой степи, где побеги скусывались овцами и козами до поверхности почвы, нанобугорки вокруг дерновин не образовывались (не было ветоши), так как ветер свободно разносил по поверхности песок.

ТАБЛИЦА 1

Состав растений, произрастающих совместно с разновозрастными особями *Cleistogenes songorica*

Вид	Возрастное состояние особей		
	средневозрастные	стареющие	старые
Allium mongolicum Regel	—	++	+
A. polyrrhizum Turcz. ex Regel	—	++	+
Artemisia frigida Willd.	—	++	+
Asparagus gobicus Ivan. ex Grub.	++	—	+
Astragalus vallestris R. Kam.	—	—	++
Caragana leucophloea Pojark.	+	+	—
Convolvulus ammanii Desr.	++	+++	+++
Ptilotrichum canescens (DC) C. A. Mey.	++	—	—
Scorzonera divaricata Turcz.	++	++	—
Stipa gobica Roshev.	+	++	+

Примечание. Обозначения разной степени встречаемости видов: «+» — очень редко, «++» — редко, «+++» — часто. Минус означает отсутствие вида.

Диаметр напоповышений у дерновинных злаков 10—30 см, высота 3—5 см, что вполне соответствует размерам, определяемым в геоморфологии как напорельеф (Доскач и др., 1959). Часто цепочки или группы дерновинных злаков образуют одно общее повышение, достигающее 30—50 см в диаметре (рис. 5).

Т. С. Гейдеман (1931), а вслед за нею В. В. Алехин (1938), Лавренко (1941), Пономарев, Зворыгина (1949) и другие авторы утверждали, что степные дерновины имеют плотные надземные части, основания которых погружены в более или менее глубокие «лунки» или «чаши» на поверхности почвы. Почки возобновления при этом находятся ниже поверхности почвы междерновинных промежутков (Лавренко, 1941). Представления о «лунке» или «чаше», в которую погружены дерновины степных злаков, оказались ошибочными.

На основании исследований многих видов степных дерновинных злаков в Центральном Казахстане и Монголии мы пришли к выводу, что не поверхность почвы находится под основанием дерновины, а основание дерновины (зона кущения) расположено в верхнем слое почвы на глубине до 2—3 см и более, между побегами также имеются частицы почвы и органики (Евсеев, 1954). Поверхность же почвы в пределах дерновины, наоборот, приподнята по сравнению с поверхностью ее в кальвициях. На рис. 6 хорошо видно, что при весеннем таянии снега кальвиции затоплены, а дерновины возвышаются над водой.

Вертикальные профили, зарисованные в степях Казахстана (Биокомплексные исследования. . ., 1976) и Монголии (Пустынные степи. . ., 1981; Сухие степи МНР, 1988), а также рисунки, помещенные в работах М. С. Шалыта (1950), Калининой (1954, 1974) и других авторов, подтверждают нашу уверен-

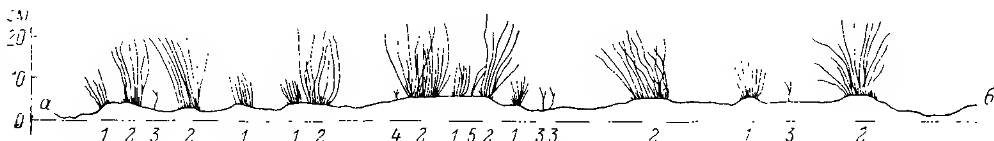


Рис. 5. Вертикальная проекция участка тонковатополынно-типчаково-ковылкового сообщества, 17 V 1960. М. 1 : 10.

1 — *Festuca valesiaca*, 2 — *Stipa lessingiana*, 3 — *S. lessingiana* (всход), 4 — *Ceratocephala orthoceras*, 5 — *Tulipa patens*, 0 — *поверхность кальвиций*, а—б — *поверхность почвы*.



Рис. 6. Таяние снега в опустыненной степи (13 IV 1960) Карагандинской обл.

ность в том, что дерновинные злаки формируют в степях нанорельеф благодаря приподнятости почвы у дерновин и образованию бугорков.

Путем зарисовки вертикального расположения дерновин разновозрастных особей нам удалось проследить постепенное образование нанобугорков. Морфологическая характеристика последних была опубликована ранее (Борисова, Попова, 1971). Ювенильные и молодые особи (рис. 7), имеющие малое число сухих влагалищ отмерших листьев, слабо задерживают мелкозем, поверхность почвы в это время ровная, а основание дерновины находится на глубине 2—3 см. Постепенно размеры дерновин увеличиваются, часть почвы вытесняется дерновиной и откладывается вокруг нее, как и сухие органические остатки, которые в условиях степей, особенно опустыненных и пустынных, разлагаются медленно. Увеличивается число отмерших побегов и сухих влагалищ листьев полициклических побегов (ветоши), задерживающих мелкозем, переносимый ветром или водой при ливневых дождях. Поверхность почвы у дерновин становится выше, чем в междерновинных промежутках — кальвициях. Наиболее приподняты бугорки у дерновин средневозрастных растений (рис. 7). Стареющие дерновины имеют меньше побегов, хуже удерживают мелкозем. Их центральная часть разрушается. Бугорок становится более низким, но широким. Основание дерновины располагается ближе к поверхности почвы (рис. 7). Условия жизни побегов ухудшаются, дерновина отмирает полностью, разрушается, а нанобугорок постепенно сглаживается. Неустойчивость нанорельефа, образованного под воздействием дерновин злаков, относительно быстрое возникновение и разрушение являются его характерными чертами. Это вполне согласуется с данными геоморфологов о подвижности форм нанорельефа вообще (Доскач и др., 1959).

Поселение на наноповышениях, особенно внутри разрушающихся дерновин, всходов этих же образующих наноповышения злаков, некоторых многолетних, а в благоприятные годы и однолетних растений (рис. 4, *В*) в большой степени связано с тем, что нанобугорки более богаты гумусом и влагой, чем междерновинные пространства.

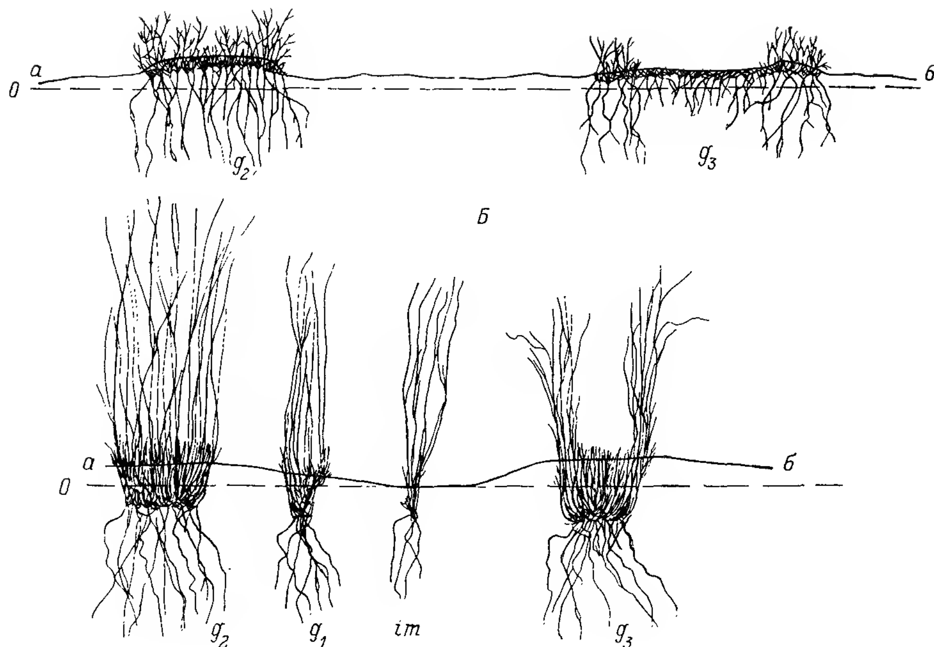


Рис. 7. Вертикальные проекции участков со *Stipa kirghizorum* в тонковатопольшно-киргизскоковыльном, 2 VII 1969 (*А*) и *Cleistogenes songorica* в змеевково-луково-баглуровом, 17 VIII 1972 (*Б*) сообществах.

о — уровень кальвиций, *а—б* — поверхность почвы, *im* — имматурные растения, g_1 — молодые генеративные растения, g_2 — средневозрастные генеративные растения, g_3 — старые генеративные растения. М. 1 : 4.

В л а ж н о с т ь п о ч в ы в д е р н о в и н а х и к а л ь в и ц и я х. Многие авторы (Гейдеман, 1931; Лавренко, 1941; Пономарев, Зворыгина, 1949; Евсеев, 1954, и др.) полагали, что плотная дерновина степных злаков является не только формой использования и сохранения атмосферной влаги, но и образованием, предохраняющим зоны кущения побегов от высыхания и действия низких температур. Гейдеман (1931) наблюдала, как в мертвой части дерновины во время дождя скапливалась вода. Она провела опыт по выяснению интенсивности испарения и поглощения воды дерновиной растений степного типа и показала, что эта дерновина поглощает воды больше, а испаряет меньше, чем дерновина лугового типа.

Для того чтобы проверить, действительно ли влажность почвы в пределах дерновины выше, чем в кальвициях, в опустыненных степях Карагандинской обл. (Биокомплексные исследования. . ., 1969а, 1976), в 1961 г. была проделана следующая работа. Дважды — в дождливый (9 VII) и относительно сухой (4 VIII) периоды — были взяты образцы на определение влажности почвы с глубины 0—5 см в дерновине (зона кущения и мертвая центральная часть) и в кальвиции, а также с глубины 5—10 см под дерновиной (зона корней) и в кальвиции (повторность образцов 5-кратная).[3] В качестве объектов исследования выбраны 3 доминанта опустыненных степей — ковылок *Stipa lessingiana*, тырсик *S. sareptana* и типчак *Festuca valesiaca*.

Влажность почвы в разных частях дерновин этих злаков как во влажный, так и в сухой периоды оказалась различной (табл. 2).

[3] Для определения влажности оснований побегов, корневищ и корней взяты специальные образцы, чтобы ввести поправку в полученные данные по влажности почвы.

ТАБЛИЦА 2

Влажность почвы в различных частях дерновин степных злаков, %

Место взятия образца (глубина, см)	*Stipa lessingiana*	*Stipa sareptana*	*Festuca valesiaca*
Зона кущения (0—5)	20.3 / 15.0	19.4 / 5.8	17.4 / 13.8
Мертвая часть (0—5)	15.0 / 5.1	9.2 / 3.3	7.7 / 4.0
Корни (5—10)	5.3 / 3.6	5.7 / 3.1	4.5 / 3.2

Примечание. Здесь, а также в табл. 3 числитель — влажный период (9 VII), знаменатель — сухой (4 VIII).

Влажность почвы в кальвициях на глубине 5—10 см в сухой период (4 VIII) была несколько большей, чем во влажный (9 VII).

Глубина, см	Влажность, % 9 VII	Влажность, % 4 VIII
0—5	4.6	2.1
5—10	4.0	4.3

Данное явление связано с тем, что между двумя сроками наблюдений (с 10 по 25 VII) были слабые и ливневые дожди (температура воздуха оставалась высокой, до 30 °С), и только в течение одной недели осадки не выпадали. За это время самый верхний слой почвы (0—5 см) подсох, а более глубокий (5—10 см) еще сохранял влагу.

Статистическая обработка полученных данных показала, что разница во влажности почвы в зоне кущения злаков и в кальвициях (0—5 см) как во влажный, так и в сухой периоды достоверна (табл. 3). Однако сравнение одноименных зон дерновин различных видов злаков свидетельствует о том, что во влажный период показатели влажности почвы близки (табл. 2, 3). В сухой период ковылок и типчак имеют почти одинаковый процент влаги. Почва в дерновине тырсика пересыхает сильнее. Возможно, это объясняется несколько большей

ТАБЛИЦА 3

Нормированное отклонение (t) влажности почвы в различных частях дерновины и в кальвициях

Место взятия образца (глубина, см)	*Stipa lessingiana* — *S. sareptana*	*Stipa lessingiana* — *Festuca valesiaca*	*Stipa sareptana* — *Festuca valesiaca*	*Stipa lessingiana* — кальвиция	*Stipa sareptana* — кальвиция	*Festuca valesiaca* — кальвиция
Зона кущения (0—5)	0.3 / 3.9	0.3 / 0.5	0.3 / 3.7	3.4 / 10.3	4.1 / 8.1	5.6 / 8.6
Мертвая часть (0—5)	1.9 / 3.6	2.5 / 1.8	0.5 / 1.1	4.8 / 6.7	2.1 / 2.4	1.6 / 3.2
Корни (5—10)	0.6 / 1.5	0.3 / 1.0	0.9 / 1.3	—	—	—

Примечание. Различия между средними существенны при $t \geqslant 2.3$.

ТАБЛИЦА 4

Нормированное отклонение (t) влажности почвы между 9 VII и 4 VIII в различных частях дерновины

Место взятия образца (глубина, см)	*Stipa lessingiana*	*Stipa sareptana*	*Festuca valesiaca*
Зона кущения (0—5)	1.6	2.8	1.8
Мертвая часть (0—5)	4.7	2.7	1.5
Корни (5—10)	2.4	3.6	6.3

рыхлостью дерновины тырсика по сравнению с очень плотными дерновинами типчака и ковылка. Только у тырсика для всех частей дерновины разница между рассматриваемыми сроками достоверна (табл. 4). У ковылка наиболее сильное иссушение наблюдается в мертвой части дерновины и в зоне корней, а у типчака — только в зоне корней.

Если сравнить влажность почвы в зоне корней и на той же глубине (5—10 см) в кальвициях, то разница между ними была существенной только во влажный период (t=2.6, 2.7, 4.7). Это еще не свидетельствует о том, что в сухой период различий не существует. Разница несущественна только в данном эксперименте, поскольку собственно сухой период (без дождя) длился всего неделю. Наши данные подтвердили существовавшее мнение о том, что дерновины степных злаков сохраняют влагу. Среди изученных видов ковылок и типчак в этом отношении между собой близки и накапливают несколько больше влаги, чем тырсик.

На основании исследования рассмотренных эколого-фитоценотических особенностей степных дерновинных злаков можно сделать следующее заключение.

Мелкогрупповое агрегированное размещение растений и разнообразный состав этих групп свидетельствуют о том, что конкуренция за влагу (фактор-минимум) между особями одного и разных видов степных дерновинных злаков в какой-то степени ослаблена. Скорее всего, это обусловлено вертикальной разобщенностью (экологической совмещенностью растений, по Л. Г. Раменскому, 1938 : 118), так как окончания многолетних корней разных видов и особей различных возрастных состояний располагаются на неодинаковой глубине. У ковылей, например, глубина распространения корней в опустыненных степях Казахстана достигает 1 м и более, у типчака — 50—80 см (Биокомплексные исследования. . ., 1976). Отрастание новых корней и в Казахстане, и в Монголии наблюдается в июле, когда выпадают летние дожди, обильно смачивающие верхний 10-сантиметровый слой почвы, где как раз располагаются растущие корни. В это время влаги всем растущим корням достаточно.

Степные дерновинные злаки в процессе своей жизнедеятельности преобразуют нанорельеф и являются накопителями влаги, т. е. изменяют среду, в которой обитают. Они имеют мощные корневые системы (Шалыт, 1950), образуют основную часть надземной и подземной фитомассы (Биокомплексные исследования. . ., 1976; Пустынные степи. . ., 1980, 1981; Сухие степи МНР, 1984, 1988) и, следовательно, являются главными средообразователями (Лавренко, 1941).

Таким образом, наши исследования подтвердили, что в степях дерновинные злаки фитоценотически выступают совместно как одна эдификаторная синузия. Агрегированность их — форма существования этой синузии.

ЛИТЕРАТУРА

Алехин В. В. География растений. М.: Учпедгиз. 1938. 328 с. — *Беспалова З. Г.* Семенное возобновление. — В кн.: Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1969, с. 37, 95, 262- 266. — *Беспалова З. Г.*,

Борисова И. В., Попова Т. А., Санжид Ж. Семенное возобновление растений. — В кн.: Пустынные степи и северные пустыни МНР. Ч. 1. Природные условия (Булган сомон). Л.: Наука, 1980, с. 154—175. — *Биокомплексные* исследования в Казахстане. Ч. 1. Л.: Наука, 1969а. 496 с. — *Биокомплексные* исследования в Казахстане. Ч. 2. Л.: Наука. 1969б. 336 с. — *Биокомплексные* исследования в Казахстане. Ч. 3. Л.: Наука, 1976. 292 с. — *Борисова И. В.* Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника, 1961, вып. 13, с. 54—132. — *Борисова И. В.* Особенности горизонтального и вертикального сложения типчаковатополынно-типчаково-ковылкового сообщества. — В кн.: Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1976, с. 50—55. — *Борисова И. В., Попова Т. А.* Возрастные этапы формирования дерновины степных злаков. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 5, с. 619—626. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с. — *Высоцкий Г. Н.* Ергеня: Культурно-фитологический очерк. — Тр. Бюро прикл. бот., 1915, т. 8, вып. 10—11 (84), с. 1113—1436. — *Гейдеман Т. С.* Некоторые данные к изучению дерна высокогорных растений. — Тр. по геобот. обследованию пастбищ ССР Азербайджана, 1931, вып. 4. 24 с. — *Доскач А. Г., Иванова Е. Н., Ерохина А. А.* К вопросу о разделении мелких и средних форм рельефа. — Почвоведение, 1959. № 12, с. 59—68. — *Евсеев В. И.* Пастбища Юго-Востока. Чкалов: Чкаловское кн. изд-во. 1954. 340 с. — *Исаченко Т. И., Рачковская Е. И.* Основные зональные типы степей Северного Казахстана. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника, 1961, вып. 13, с. 133—397. — *Калинина А. В.* Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики: Тр. Монгол. комиссии АН СССР. Вып. 60. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. 128 с. — *Калинина А. В.* Основные типы пастбищ Монгольской Народной Республики. Л.: Наука, 1974. 188 с. — *Коровин Е. П.* Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. М.; Ташкент: Об-ние гос. изд-в, Среднеазиат. отд-ние, 1934. 480 с. — *Лавренко Е. М.* Степи СССР. — В кн.: Растительность СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 1—265. — *Лавренко Е. М.* О взаимоотношениях между растениями и средой в степных фитоценозах. — Почвоведение, 1941, № 3, с. 42—56. — *Лавренко Е. М.* Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника, 1952, вып. 8, с. 40—70. — *Лавренко Е. М.* Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. — В кн.: Растительный покров СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 595—730. — *Лавренко Е. М.* Степи. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 203—272. — *Пономарев А. Н., Зворыгина Л. Ф.* К биологии ковылей. — Уч. зап. Молотов. ун-та, 1949. т. 5, вып. 1, с. 63—76. — *Попова Т. А.* Особенности горизонтального и вертикального сложения типчаковатополынно-тырсикового сообщества. — В кн.: Комплексная характеристика основных растительных сообществ пустынных степей Центрального Казахстана. Л.: Наука. 1976, с. 125—130. — *Пустынные* степи и северные пустыни МНР: Природные условия (Булган сомон). Ч. 1. Л.: Наука, 1980. 184 с. — *Пустынные* степи и северные пустыни МНР. Стационарные исследования (Булган сомон). Ч. 2. Л.: Наука, 1981. 260 с. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-ботаническое исследование земель. М.: Огиз. 1938. 615 с. — *Сухие* степи МНР. Природные условия (сомон Унджул). Ч. 1. Л.: Наука. 1984. 168 с. — *Сухие* степи МНР. Стационарные исследования (сомон Унджул). Ч. 2. Л.: Наука, 1988. 240 с. — *Шалыт М. С.* Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, Геоботаника, 1950. вып. 6, с. 205—442. — *Юнатов А. А.* Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики: Тр. Монг. комиссии. Вып. 39. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1950. 224 с.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 X 1987

А. В. Косицин, Т. И. Игошина, Н. В. Алексеева-Попова

СРАВНИТЕЛЬНАЯ РЕАКЦИЯ НА СВИНЕЦ КАРБОАНГИДРАЗНОЙ АКТИВНОСТИ РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К НЕМУ ПОПУЛЯЦИЙ *SALVIA STEPPOSA* И *PHLOMIS TUBEROSA* (*LAMIACEAE*)

A. V. KOSITSYN, T. I. IGOSHINA, N. V. ALEXEYEVA-POPOVA. THE EFFECT OF LEAD ON CARBONIC ANHYDRASE ACTIVITY OF *SALVIA STEPPOSA* AND *PHLOMIS TUBEROSA* (*LAMIACEAE*) POPULATIONS DIFFERING IN RESISTANCE TO LEAD

Сравнивали действие свинца на карбоангидразную активность экстрактов из листьев популяций *Salvia stepposa* Shost. и *Phlomis tuberosa* L. из двух местообитаний, почвы которых различаются по содержанию свинца. Найдено, что в листьях популяций обоих видов, произрастающих на почвах, обогащенных свинцом, фермент in vitro более устойчив к его действию. Ранее такое явление наблюдалось нами у астры альпийской, что позволяет предположить широкое распространение этого способа адаптации к тяжелым металлам в растительном мире.

На почвах, обогащенных тяжелыми металлами, многие виды растений образуют популяции, приспособленные к их избытку. Известно довольно много физиологических механизмов такой адаптации и, обычно они существуют у металлоустойчивой популяции совместно (Косицин, Алексеева-Попова, 1983; Humphreys, Nichols, 1984; Simeonidis et al., 1985). Наиболее широко распространены приспособления, препятствующие передвижению токсичных ионов по растению, но наряду с ними имеются механизмы обезвреживания действия тяжелых металлов, уже проникших в ткани. Объектом защиты в таких случаях часто являются ферментные системы, так как ферменты легко денатурируются и теряют активность под действием тяжелых металлов.

Появление таких механизмов у растений в регионах с опасным для их существования содержанием тяжелых металлов может быть важным способом адаптации растений к неблагоприятным условиям минерального питания.

Природа обезвреживания тяжелых металлов в тканях может быть различной, например появление комплексообразователей, связывающих металл в неактивную форму, или выработка модифицированных форм ферментов, которые более устойчивы к действию металла. В неочищенных экстрактах эта группа приспособлений проявляет себя одинаковым образом: наблюдается уменьшение инактивирующего действия тяжелых металлов.

Ранее мы установили, что в листьях устойчивой к свинцу популяции *Aster alpinus* имеется механизм, защищающий фермент карбоангидразу от инактивации металлом (Косицин, Игошина, 1986). Оставалось неясным, насколько общим явлением может быть выработка такого приспособления у растений из разных систематических групп, заселяющих обогащенные свинцом почвы. Для решения этого вопроса необходимо провести исследования представителей других семейств, популяции которых развивались бы в сходных условиях. Этим требованиям отвечали имевшиеся у нас популяции двух видов из семейства *Lamiaceae*: *Salvia stepposa* и *Phlomis tuberosa*. Исследовали действие свинца на карбоангидразную активность четырех популяций этих видов, имевших разную устойчивость к свинцу.

Материал и методы

Растения выращивали из семян, собранных на юге Башкирской АССР. На почвах со средним для данного региона содержанием свинца собраны семена популяции № 8, которую мы считаем фоновой, а на территории геохими-

ческой аномалии с повышенным уровнем свинца — семена популяции № 5. Семена *Salvia stepposa* и *Phlomis tuberosa* собраны на одних и тех же территориях, и соответствующие популяции обоих видов имеют одинаковую нумерацию.

Для характеристики общей физиологической устойчивости этих популяций проростки исследовали методом корневого теста на устойчивость к свинцу. Определяли индекс устойчивости — отношение прироста корней на растворе с металлом к приросту корней на контрольном растворе. Детали применявшейся при этом модификации метода Джоуэтта описаны ранее (Алексеева-Попова и др., 1984).

Проростки выращивали в вегетационном домике на питательном растворе Арнона. Свежесрезанные листья немедленно растирали в охлажденной ступке в 1.5 М трис-аскорбатном буфере (pH 8.2) при отношении навески листьев к объему раствора 1 : 5. Гомогенат центрифугировали, и надосадочный раствор использовали для определения действия свинца на карбоангидразную активность. Подробности этих операций и определения активности карбоангидразы в экстрактах по методу Уилбура-Андерсона описаны в работе А. В. Косицина и Т. И. Игошиной (1986). Карбоангидразная активность в единицах Уилбура-Андерсона на 1 г сырой массы листьев была в пределах 900—4000 у *Salvia stepposa* и 2000—6000 у *Phlomis tuberosa*. Экстракты разделяли на равные по объему пробы, к одной из которых добавляли азотнокислый свинец до заданной концентрации, вторая проба оставалась в качестве контрольной. Чтобы избежать ошибок, связанных с изменением карбоангидразной активности во времени, измерения пробы со свинцом и контрольной делали в одно и то же время. По их результатам вычисляли коэффициент устойчивости фермента к свинцу $К_у$, равный отношению активности фермента в пробе со свинцом к активности контрольной пробы. В таблицах приведены средние значения $К_у$ из указанного числа опытов со среднеквадратичными отклонениями.

Результаты и их обсуждение

Определения индекса устойчивости *Salvia stepposa*, сделанные при концентрациях свинца $1 \cdot 10^{-4}$ и $2 \cdot 10^{-4}$ М, дали соответственно значения 0.46 и 0.24 для фоновой популяции № 8 и 0.73 и 0.65 для устойчивой популяции № 5. В случае *Phlomis tuberosa* индексы устойчивости определяли при $4 \cdot 10^{-4}$ М концентрации свинца, они равнялись 0.19 для популяции № 8 и 0.37 для № 5. Таким образом, общая устойчивость растений популяций с территории геохимической аномалии была заметно выше у обоих видов.

Данные о действии свинца на карбоангидразную активность в экстрактах из листьев *Salvia stepposa* приведены в табл. 1. Они показывают, что реакция карбоангидразной активности на свинец у исследованных популяций заметно различается. В тех случаях, когда различие статистически недостоверно, соответствующие значения $К_у$ помечены звездочкой.

В исследованном интервале концентраций свинца карбоангидразная активность неустойчивой популяции № 8 снижалась в предельном случае до 55 % активности контрольной пробы. Зависимость степени инактивации от времени экспозиции фермента со свинцом носит сложный характер. Наибольшее подавление ферментативной активности происходит в первый час экспозиции, затем активность немного возрастает и при 5-часовой экспозиции имеет максимальную величину. При всех исследованных условиях свинец действует на карбоангидразную активность популяции № 8 угнетающе. Активность фермента устойчивой популяции № 5 в присутствии свинца в большинстве случаев возрастает. Активация невелика, но по всей совокупности опытов статистически достоверна: $p=0.05$ по оценке методом критерия знаков (Налимов, 1960).

ТАБЛИЦА 1

Действие свинца на карбоангидразную активность экстракта из листьев *Salvia stepposa*

C_{Pb}, М	№ популяции	Время экспозиции экстракта со свинцом, ч					
		1		5		24	
		n	K_y	n	K_y	n	K_y
10^{-6}	5	3	1.37±0.17		—		—
	8	2	0.66±0.10		—		—
10^{-5}	5	6	1.07±0.02	2	0.96±0.13	2	0.93±0.44
	8	6	0.70±0.09	2	0.82*±0.10	2	0.61*±0.02
10^{-4}	5	6	1.01±0.02	2	1.04±0.03	2	1.07±0.25
	8	6	0.55±0.08	2	0.79±0.05	2	0.70*±0.12
10^{-3}	5	4	1.01±0.07	2	1.13±0.13	2	1.31±0.17
	8	4	0.56±0.03	2	0.96*±0.01	2	0.65±0.05

Примечание. C_{Pb} — концентрация свинца в экстракте листьев, *n* — число опытов, K_y — коэффициент устойчивости фермента к свинцу.

При внесении тех же концентраций свинца в экстракты из листьев *Phlomis tuberosa* инактивация карбоангидразы происходила у обеих популяций, но была сильнее выражена у популяции № 8 (табл. 2). В случае повышения концентрации свинца от 10^{-6} до 10^{-3} М коэффициент устойчивости фермента популяции № 8 понижался от 0.74 до 0.43 при одночасовой экспозиции и от 0.37 до 0.19 через 5 ч. Фермент устойчивой популяции № 5 инактивировался меньше: от 0.92 до 0.70 при одночасовой экспозиции и от 0.62 до 0.23 при 5-часовой. Таким образом, за 5 ч экспозиции карбоангидразы со свинцом ее инактивация заметно усиливалась.

Величина коэффициента устойчивости к свинцу карбоангидразы у *Phlomis tuberosa* почти всегда ниже соответствующих величин у *Salvia stepposa*. Особенно заметно снижение карбоангидразной активности листьев *Phlomis tuberosa* при 5-часовой экспозиции со свинцом. Напрашивается вывод, что карбоангидраза *Phlomis tuberosa* вообще менее устойчива к действию свинца по сравнению

ТАБЛИЦА 2

Действие свинца на карбоангидразную активность экстракта из листьев *Phlomis tuberosa*

C_{Pb}, М	№ популяции	Время экспозиции экстракта со свинцом, ч			
		1		5	
		n	K_y	n	K_y
10^{-6}	5	6	0.92±0.04	6	0.62±0.10
	8	6	0.74±0.09	6	0.37±0.02
10^{-5}	5	8	0.73±0.06	8	0.41±0.05
	8	8	0.63*±0.08	8	0.34*±0.06
10^{-4}	5	8	0.62±0.04	8	0.24±0.03
	8	8	0.52±0.06	8	0.17±0.02
10^{-3}	5	2	0.70±0.23	2	0.23±0.03
	8	2	0.43*±0.12	2	0.19*±0.01

с карбоангидразой *Salvia stepposa*. В то же время повышенная устойчивость к свинцу карбоангидразы устойчивой популяции *Phlomis tuberosa* проявляется достаточно отчетливо.

Значительная величина среднеквадратических отклонений коэффициента устойчивости, в ряде случаев приводящая к статистической недостоверности разницы между популяциями, объясняется, по-видимому, лабильностью фермента in vitro. Опыты проводились на протяжении полутора месяцев, и карбоангидразная активность менялась за это время в широких пределах. Нестабильна при этом и металлоустойчивость фермента, что и привело к значительному разбросу полученных величин.

В целом при наличии некоторых видовых особенностей реакции карбоангидразной активности листьев на свинец у обоих исследованных видов, так же как у ранее исследованной астры альпийской, имеется характерная общая черта: инактивация карбоангидразы свинцом меньше у растений популяции, устойчивой к нему.

Полученные данные подтверждают предположение об адаптивном характере повышения металлоустойчивости ферментов. Причины, которые могут привести к этому явлению, обсуждались в работе Косицина и Игошиной (1986). Мы предполагаем, что одним из механизмов такой адаптации может быть появление особых форм фермента, отличающихся повышенной устойчивостью к металлам. Тот факт, что сходный механизм защиты фермента от проникшего в ткани листьев металла наблюдается у растений двух различных семейств, позволяет предполагать, что он может быть достаточно широко распространен в растительном мире.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеева-Попова Н. В., Косицин А. В., Игошина Т. И., Ильинская Н. Л. Металлоустойчивые популяции *Aster alpinus* L. (*Asteraceae*) на обогащенных свинцом, цинком и медью почвах луговых степей северо-востока Башкирской АССР. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 466—473. — *Косицин А. В., Алексеева-Попова Н. В.* Действие тяжелых металлов на растения и механизмы металлоустойчивости. — В кн.: Растения в экстремальных условиях минерального питания. М.: Наука, 1983, с. 5—52. — *Косицин А. В., Игошина Т. И.* Действие свинца на карбоангидразу различающихся по устойчивости к нему популяций *Aster alpinus* (*Asteraceae*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 1, с. 34—41. — *Налимов В. В.* Применение математической статистики при анализе вещества. М.: Физматгиз, 1960. 424 с. — *Humphreys M. O., Nichols M. K.* Relationships between tolerance to heavy metals in *Agrostis capillaris* L. (*A. tenuis* Sibth.). — New Phytol., 1984, vol. 98, N 1, p. 177—190. — *Simeonidis L., McNeilly T., Bradshaw A. D.* Differential tolerance of three cultivars of *Agrostis capillaris* L. to cadmium, copper, lead, nickel and zinc. — New Phytol., 1985, vol. 101, N 2, p. 309—315.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 11 III 1987.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.635.38

И. А. Грудзинская

К СИСТЕМАТИКЕ СЕМЕЙСТВА *CANNABACEAE*

I. A. GRUDZINSKAYA. ON THE TAXONOMY OF *CANNABACEAE*

Humulus scandens выделен в монотипный род *Humulopsis*. По ряду признаков он занимает промежуточное положение между родами *Humulus* и *Cannabis*, но четко отличается от них хромосомными числами, неодинаковыми у женских и мужских растений, строением половых хромосом и хромосомным механизмом, а также архаичной морфологией перикарпия, характерной для ископаемых (олигоценовых) видов сем. *Cannabaceae*. Помимо этого, *Humulopsis* отличается от рода *Humulus* однолетним жизненным циклом, строением соцветий и соплодий, ультраструктурой околоцветника женских цветков, анатомией черешка, составом флавоноидов, отсутствием люпулиновых железок и другими признаками.

Сем. *Cannabaceae* понимается в объеме трех близких монотипных родов: *Humulus*, *Humulopsis*, *Cannabis*.

Название ископаемого рода *Humularia* Dorof. (поздний омоним *Humularia* Duvigneaud, 1954) заменено на *Dorofeevia* Grudz.

Сем. *Cannabaceae* было описано S. Endlicher в 1837 г., но довольно долго рассматривалось как триба в пределах других семейств (*Urticaceae*, *Moraceae*) и лишь во второй половине XX в. прочно утвердилось в большинстве ботанических руководств, «Флор» и «Определителей» как самостоятельное семейство. Сем. *Cannabaceae* включает 2 несомненно близких рода — *Humulus* L. и *Cannabis* L., о числе входящих в семейство видов у систематиков единогласия нет, но все же большинство ведущих современных исследователей ограничивает объем семейства тремя видами: *H. lupulus* L., *H. scandens* (Lour.) Merr. (=*H. japonicus* Siebold et Zucc.) и *C. sativa* L.

H. lupulus и *C. sativa* очень полиморфны, что, по-видимому, в значительной степени объясняется длительным разведением их, сопровождавшимся в течение тысячелетий интенсивной селекцией. К настоящему времени эти виды уже спонтанно расселились и сейчас могут быть отнесены к сорничающим растениям с почти космополитным ареалом.

Оба вида имеют большое экономическое значение и в связи с этим детально исследованы, библиография каждого из них насчитывает тысячи работ. Систематики неоднократно пытались дробить рассматриваемые виды, однако обстоятельные современные исследования показали, что выделенные из *C. sativa* и *H. lupulus* «новые» виды с бóльшим основанием должны быть отнесены к таксонам внутривидового ранга (Ehara, 1956; Small, Cronquist, 1976).

Что касается *H. scandens*, то он не вызывает больших дискуссий у систематиков. Это четко отграниченный, неполиморфный вид с относительно небольшим ареалом, охватывающим приморские или близкие к ним районы умеренной Восточной Азии. В восточных штатах Северной Америки его считают интродуцированным и впоследствии одичавшим (Miller, 1970). Хозяйственное значение *H. scandens* невелико, в культуре он редок. В ботанической литературе этому виду уделяется значительно меньше внимания, но все же и о нем накоплено достаточно много интересных сведений, хотя и разрозненных.

Насколько нам известно, принадлежность *H. lupulus* и *H. scandens* к одному роду не оспаривалась, чему несомненно способствовало сходство их внешнего облика — оба вида травянистые лианы с лопастными листьями. Однако сравнительное изучение видов сем. *Cannabaceae* в природе и в гербариях, сопоставление их признаков, а также анализ литературных источников позволили по-новому взглянуть на родственные связи внутри семейства и говорить о родовой обособленности *H. scandens*.

Первым толчком к этому послужили работы и личные сообщения известного палеокарполога П. И. Дорофеева, изучавшего строение эндокарпиев у современных и ископаемых видов сем. *Cannabaceae* (Дорофеев, 1963, 1982). Отметив резкие различия в строении эндокарпиев у разных видов коноплевых, он подчеркнул, что архаичные черты строения эндокарпиев, свойственные вымершим третичным видам рода *Humulus* (*H. scabrellus* Dorof., *H. strumulosus* Dorof.), а также видам ископаемого рода *Humularia* Dorof., сохранились только у эндокарпиев *H. scandens*. К сожалению, выбранное Дорофеевым название рода *Humularia* является поздним омонимом и в соответствии со ст. 64 Международного кодекса ботанической номенклатуры должно быть отвергнуто. Мы заменяем его на *Dorofeevia* Grudz. nom. nov. (*Humularia* Dorof., 1982, Ископ. цветк. раст., т. 2, с. 46, non *Humularia* Duvigneaud, 1954) в честь П. И. Дорофеева и даем новые комбинации для видов этого рода: *D. tymensis* (Dorof.) Grudz. comb. nov. (*Humularia tymensis* Dorof., 1982, Ископ. цветк. раст., т. 2, с. 48) и *D. reticulata* (Dorof.) Grudz. comb. nov. (*Humularia reticulata* Dorof., 1982, Ископ. цветк. раст., т. 2, с. 48).

Эндокарпии у современных *Humulus lupulus* и *Cannabis sativa* более специализированы и прямой связи с древними формами не обнаруживают. Эти данные позволяют предположить, что *H. scandens* уже в третичное время (не позднее олигоцена) был обособлен от других видов сем. *Cannabaceae* хотя бы по этому признаку и, вероятно, уже тогда представлял в семействе особую линию развития.

Другим подтверждением обособленности *H. scandens* могут служить кариологические признаки. Как известно, число хромосом в соматических клетках у *H. lupulus* и *C. sativa* равно 20 и одинаково как у женских растений ($2n=18+XX$), так и у мужских ($2n=18+XY$). *H. scandens* характеризуется меньшим числом хромосом (Winge, 1914; Kihara, 1929), и это сочетается у него с редкой для цветковых растений особенностью: неодинаковостью чисел хромосом у женских ($2n=16$) и мужских ($2n=17$) растений (Tuschnjakowa, 1929; Ono, 1937). Различие в числе хромосом у разнополых растений *H. scandens* связывают (Kihara, Hirayoshi, 1932) с наличием третьей половой хромосомы (Y_2) у мужских растений ($2n=14+XY_1Y_2$). Женские растения, как обычно, имеют 2 половые хромосомы ($2n=14+XX$). P. Jacobsen (1957), специально исследовавший половые хромосомы у *Humulus scandens* (как *H. japonicus*) и *H. lupulus*, заключает: «Невозможно найти какое-либо морфологическое сходство между половыми хромосомами у этих двух видов *Humulus* и сомнительно, может ли быть создана приемлемая теория, выводящая происхождение одного из этих двух половых механизмов из другого. Наличие гетереохроматичных возможно частично инертных Y-хромосом указывает на продолжительное независимое развитие этого механизма» (Jacobsen, 1957 : 368).

Таким образом, по кариологическим признакам *H. scandens* обособлен от других представителей сем. *Cannabaceae* и отличается от них не только хромосомными числами и лишней половой хромосомой у мужских растений, но и строением половых хромосом и хромосомным механизмом, что позволяет предполагать длительное независимое развитие его полового хромосомного аппарата.

Особенностью, отличающей *H. scandens* от остальных видов сем. *Cannabaceae*, является также сочетание сравнительно небольших размеров вегетатив-

ных органов с более крупными, чем у остальных представителей семейства, плодами (Ehara, 1955). Отличают *H. scandens* от других представителей сем. *Cannabaceae* также и по значительно большей толщине пыльцевой трубки (Цингер, 1898).

Из вегетативных признаков, подтверждающих обособленность *H. scandens*, можно отметить анатомическое строение черешка. Его проводящая система имеет кольцевую форму и относится к пучковому типу, не встречающемуся у других видов сем. *Cannabaceae*.

Среди специфических признаков *H. scandens* мы рассмотрим также и те, которые имеют промежуточный характер между соответствующими признаками у *H. lupulus* и *C. sativa*. Примечательно в связи с этим высказывание Н. Цингера о женских соцветиях *H. scandens*: «женское соцветие *H. japonicus* (=*H. scandens*. — *И. Г.*) далеко не имеет того обособленного характера, какой свойствен шишкам обыкновенного хмеля и представляет как бы среднюю форму между цветоносным побегом конопли и соцветием *H. lupulus*» (1898 : 48). Такое же заключение можно сделать и относительно соплодий *H. scandens*.

Листья *H. scandens* 5—7-лопастные и по степени расчлененности занимают промежуточное положение между цельными 5-лопастными листьями *H. lupulus* и сложными из 5—11 листочков листьями конопли.

Следующая группа признаков, свойственная *H. scandens*, характерна также и для рода *Cannabis*, но иная у *H. lupulus*. Сюда относятся хемотаксономические признаки (состав флавоноидов). По данным P. Lebreton, G. Ménéret (1964) и P. Lebreton (1964), *H. scandens* и *C. sativa* имеют только лютеолин. У *H. lupilis*, напротив, лютеолина нет, но найдена целая группа других флавоноидов (кверцетин, кемпферол, следы мирицетина, лейкодельфинидина, лейкопеонидина, лейкопеларгонина), не встречающихся ни у *C. sativa*, ни у *H. scandens*. Люпулиновых железок, так характерных для *H. lupulus*, тоже нет ни у *H. scandens*, ни у *C. sativa*. Существенны различия и в продолжительности жизненного цикла. Как известно, *H. scandens* и *C. sativa* однолетники, в то время как *H. lupulus* многолетнее растение, образующее столоны. К этой же группе признаков принадлежат и особенности строения цветка и соцветия. М. И. Голенкин (1896) указал, что дихазии мужских соцветий *H. scandens* (как *H. japonicus*) отличаются от дихазиев *H. lupulus* и совершенно сходны с дихазиями конопли. Известно также, что женские парциальные соцветия у *H. scandens* и *C. sativa* 2-цветковые (в пазухе кроющего листа развивается 2 прицветника прилистникового происхождения, в пазухе каждого из этих прицветников образуется по 1 прицветничку, прикрывающему цветок). В отличие от этого у *H. lupulus* парциальные соцветия 4-цветковые (в пазухе каждого прицветника развивается по 2 прицветничка и закладывается по 2 цветка). Сравнивая особенности строения женского цветка у этих видов, Цингер писал: «Цветок японского хмеля более походит на цветок конопли, чем на цветок обыкновенного хмеля. Околоцветник у него так же тонок, как у тех форм конопли, у которых таковой мной наблюдался, и впоследствии образует такой же пестрый покров на плоде» (1898 : 51). И далее: «У конопли и японского хмеля рыльца тоньше и несут меньшее число более коротких сосочков, чем рыльца обыкновенного хмеля» (с. 56). К этому следует добавить, что пятнистость или «пестрый покров» околоцветника и у *H. scandens*, и у *C. sativa* вызван неравномерным распределением групп клеток абаксиальной поверхности околоцветника, различающихся по форме и ориентации. Клетки узкие, вытянутые, с резко очерченными выростами оболочки. У *H. lupulus* подобной сгруппированности клеток нет, окраска околоцветника более или менее однородная, клетки не узкие, их границы расплывчаты, оболочки слабо заметны, выростов нет.

Рассмотренная группа признаков подтверждает тесную связь *H. scandens* с *C. sativa* и указывает на существование определенного разрыва между *H. scandens* и *H. lupulus*.

Анализ признаков *H. scandens* в сравнении с признаками *H. lupulus* и *C. sativa* подтвердил близкое родство этих трех видов, полярность видов *H. lupulus* и *C. sativa* и промежуточное положение между ними *H. scandens*. Это последнее определяется не столько наличием у *H. scandens* признаков, промежуточных между соответствующими признаками *H. lupulus* и *C. sativa*, — как сочетанием в нем признаков, характерных для *C. sativa* и не встречающихся у *H. lupulus*, или, наоборот, признаков, свойственных *H. lupulus* и не встречающихся у *C. sativa*. Эта промежуточность положения *H. scandens* сама по себе не может не вызвать затруднений при определении его родовой принадлежности, даже если не рассматривать его как предковую форму для таксонов семейства и не касаться вопроса о возможной гибридогенности этого вида. Если же учесть, что *H. scandens* обособлен от других видов сем. *Cannabaceae* по ряду существенных таксономических признаков, в том числе и архаичных, указывающих на длительный независимый путь развития, то необходимость выделения его в самостоятельный род становится очевидной. Основываясь на этом, мы и описываем новый род *Humulopsis*.

Humulopsis Grudz. gen. nov. — Liana herbacea, annua, dioica; caules costulati, ad 6 m lg., ramificantes, alligantes. Folia opposita, dentata, digitata, 5—7-lobata, 5—12 cm lg. et lt., basi cordata, hirsuta, subtus pilis simplicibus et glandulis mollibus flavis discoideis obtecta. Petioli laminae subaequilongi, pilis alligatibus tecti. Flores masculi 5-meri, in inflorescentias paniculatiformes, 15—25 cm lg. congesti; perigonii segmenta ciliata, dense pubescentia, glandulis luteis instructa; stamina 5; anterae biloculares; filamenta tenuia, in alabastro recta, antheris duplo breviora. Inflorescentiae femineae subcapitatae, 1.5—3 cm lg., 10—12-florae; flores singuli in axilis bractearum dispositi; perigonium 2.5 mm lg., inconspicuum, indivisum, membranaceum, 12—14 nervium, fructiferum maculatum; ovarium superum, stigmata bina, ovario duplo longiora. Infructescentia compacta, subcapitata, ad 3 cm lg. Fructus ovoideo-globosus, 4—6 mm lg., in perigonio arcte inclusus et bracteis accretis, crassulatis, ad apicem longe attenuatis opertus. Embryo spiralis. 2n=16 (plantae femineae), 2n=17 (plantae masculae).

Typus: **H. scandens (Lour.) Grudz. comb. nov.** (*Antidesma scandens* Lour. 1793, Fl. Cochinch. 2 : 754. — *Humulus japonicus* Siebold et Zucc. 1843, Fl. Jap. 1 : 240. — *H. scandens* (Lour.) Merr. 1935, Trans. Amer. Phil. Soc. 24 : 138).

Affinitas. A genere *Humulus* L. diuturnitate cycli vitalis, structura inflorescentiarum et infructescentiarum, structura anatomica pericarpii et petioli, compositione flavonoidorum, glandulis lupulinis nullis, ultrastructura perigonii numeris chromosomatis bene differt.

Distributio. Oriens Extremus sovieticus, Sina Orientalis, Japonia, Korea.

Травянистая, однолетняя, двудомная лиана; стебли ребристые, до 6 мм дл., ветвящиеся, цепляющиеся. Листья супротивные, зубчатые, 5—7-пальчатолопастные, 5—12 см дл. и шир., в основании сердцевидные, жесткоопушенные, снизу покрыты также мягкими желтыми дисковидными железками. Черешки почти такой же длины, как и пластинка, покрыты цепляющими волосками. Мужские цветки 5-мерные, собраны в метелковидные соцветия 15—25 см дл.: сегменты околоцветника реснитчатые, густоопушенные, с желтыми железками: тычинок 5, пыльники двугнездные; нити тонкие, в почкосложении прямые, вдвое короче пыльников. Женские соцветия почти головчатые, 1.5—3 см дл., 10—12-цветковые; цветки расположены по одному в пазухе прицветника: околоцветник 2.5 мм дл., незаметный, неразделенный, пленчатый, с 12—14 жилками, при плодах пятнистый; завязь верхняя, рылец 2, вдвое длиннее завязи. Соплодие плотное почти головчатое, до 3 см дл. Плод яйцевидно-шаровидный, 4—6 мм дл., плотно заключенный в околоцветник и обернутый разросшимся.

толстоватым, на верхушке длинносуженным прицветником. Зародыш свернут в спираль. $2n=16$ у женских растений и $2n=17$ у мужских.

Тип: *H. scandens* (Lour.) Grudz.

Родство. От рода *Humulus* хорошо отличается продолжительностью жизненного цикла, строением соцветий и соплодий, анатомическим строением перикарпия и черепка, составом флавоноидов, отсутствием люпулиновых железок, ультраструктурой околоцветника женских цветков, хромосомными числами.

Распространение. Советский Дальний Восток (Нижне-Зейский, Буреинский, Уссурийский, Южно-Сахалинский, Южно-Курильский районы), Восточный Китай, Япония, Корея. В восточных штатах Северной Америки распространился после интродукции (Miller, 1970). Ископаемые аналоги найдены (плоды) в олигоценовых отложениях Западной Сибири (Дорофеев, 1982).

Единственный вид рода *H. scandens* был описан из Китая: «Habitat spontanae prope Cantonem Sinarum», произрастает по берегам рек на песчано-галечниковых отмелях, по долинам рек среди кустарников и крупнотравья, в ольшатниках и ивняках, а также сорничает вдоль дорог, на вырубках, по опушкам и близ жилья.

Таким образом, в нашем понимании объем сем. *Cannabaceae* ограничивается тремя близкими монотипными родами: *Cannabis*, *Humulopsis* и *Humulus*.

ЛИТЕРАТУРА

Голенкин М. И. Материалы для характеристики соцветий крапивоцветных. — Учен. зап. Моск. ун-та. 1896, вып. 12, с. 3—80. — *Дорофеев П. И.* Третичные флоры Западной Сибири. М.; Л.: Наука, 1963. 345 с. — *Дорофеев П. И.* Об олигоценовой флоре с. Смоленского на р. Бутке в Зауралье. — ДАН СССР, 1966, т.168, № 3, с. 683—686. — *Дорофеев П. И. Cannabaceae.* — В кн.: Ископаемые цветковые растения. Т. 2. М.; Л.: Наука, 1982, с. 43—51. — *Цингер Н.* Материалы для морфологии женских цветков и соцветий в семействе коноплевых (*Cannabaceae* Blume). Киев, 1898. 75 с. — *Ehara K.* Comparative morphological studies on the hop (*Humulus lupulus* L.) and the japanese hop (*H. japonicus* Sieb. et Zucc.). I, II. — J. Fac. Agricult. Kyushu Univ., 1955, vol. 10, N 3, p. 209—232; 1956, vol. 10, N 4, p. 307—324. — *Golenkin M.* Beitrag zur Entwickelungsgeschichte der Inflorescenzen der Urticaceen und Moraceen. — Flora, 1894, Bd 78, S. 97—132. — *Jacobsen P.* The sex chromosomes in *Humulus.* — Hereditas, 1957, Bd 43, N 2, p. 357—371. — *Kihara H.* The sex chromosomes of *Humulus japonicus.* — Jap. J. Gen., 1929, vol. 4, p. 55—63. — *Kihara H., Hirayoshi I.* Die Geschlechtschromosomen von *Humulus japonicus* Sieb. et Zucc. — 8th Congr. Assoc. Adv. Sci., Kyoto, 1932, p. 363—368. — *Lebreton P.* Eléments de chimiotaxonomie botanique. II. Cas de flavonoides chez les *Urticales*: conclusiones générales. — Bul. Soc. Bot. France, 1964, t. 111, N 1—2, p. 80—93. — *Lebreton P., Méneret G.* Eléments de chimiotaxonomie botanique. I. Généralites; notion d'espéce biochimique; cas de flavonoides chez *Humulus lupulus* L. — Bul. Soc. Bot. France, 1964, t. 111, N 1—2, p. 69—80. — *Miller N. G.* The genera of the *Cannabaceae* in the southeastern United States. — J. Arnold Arb., 1970, vol. 51, N 2, p. 185—203. — *Ono T.* On sex-chromosomes in wild hops. — Bot. Mag., 1937, vol. 51, p. 110—115. — *Small E., Cronquist A.* A practical and natural taxonomy for *Cannabis.* — Taxon, 1976, vol. 25, N 4, p. 405—435. — *Tuschnjakowa M.* Untersuchungen über die Kernbeschaffenheit einiger diözischen Pflanzen. — Planta, 1929, Bd 7, Hf 4, S. 427—443. — *Winge O.* III. The pollination and fertilization processes in *Humulus lupulus* L. and *H. japonicus* Sieb. et Zucc. — Compt. Rend. lab. de Carlsberg, 1914, vol. 11, liv. 1, p. 1—42.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 16 XII 1987.

О. В. Чернева

НОВЫЕ НАДВИДОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *COUSINIA* (*ASTERACEAE*)

O. V. TSCHERNEVA. NEW SUPRASPECIFIC TAXA OF THE GENUS *COUSINIA* (*ASTERACEAE*)

Subgen. 1. Cynaroides Tschern. subgen. nov. — Capitula solitaria vel brevipedunculata, apice ramorum per pauca congesta; involucri phylla planiuscula arcte appressa, plerumque paleaceo-marginata, margine cristato-dentata vel integra, scabrida, in spinam brevem uncinatam vel rectam abeuntia; interiora paleacea vel late paleaceo-marginata, exterioribus et mediis subconformia; receptaculi setae leves; corollae flavae, albidae vel rarius roseae, tubi antherarum superne laxissime sericeo-pilosi, interdum pilis sericeis singulis obsiti; achenia obovoidea, glabra, levia, apice rotundata. Grana pollinis orbicularia magnopere aculeolato-tuberculata, apertura dimera (colporata). Herbae perennes, caudicibus monocephalis vel rarius polycephalis et foliis radicalibus et caulinis inferioribus plerumque magnis, coriaceis, ceteris valde interdum ad squamiformia diminutis, quam ob rem caulis superne aphyllus videtur, rarius regulariter foliosus, sed tunc folia vix tamen spinescentia evadunt.

Typus: *C. lappacea* Schrenk.

Subgen. 2. Hypacanthodes Tschern. subgen. nov. — Capitula solitaria; involucri phylla planiuscula, omnia interioribus exceptis coriacea, arcte appressa, margine plerumque paleaceo-marginata, in acumen breve tenue rectum abeuntia vel in appendicem coriaceam breviter acuminatam dilatata; interiora multiseriata, paleacea, apice in appendicem membranaceam irregulariter dilaceratam pro more fusco-coloratam dilatata; receptaculi setae abbreviatae leves; corollae albidae, pallide flavae, flavae, rarius pallide roseae, tubi antherarum glabri; achenia obovoidea levia, apice rotundata. Grana pollinis orbicularia vel ovalia magnopere aculeolato-tuberculata, apertura dimera (colporata). Plantae perennes procerae caudicibus polycephalis, foliis radicalibus plerumque magnis 17—60 cm lg., longe petiolatis.

Typus: *C. korshinskyi* C. Winkl.

Ser. Macilentae Tschern. (1962, Фл. СССР, 27 : 226, descr. ross.) ser. nov. (sect. Lacerae). — Involucri phylla lanceolata, dorso scabrida, exappendiculata.

Typus: *C. macilenta* C. Winkl.

Subgen. 3. *Cousinia.*

Typus: *C. carduiformis* Cass. (=*C. orientalis* (Adams) C. Koch).

Ser. Leptocephalae Tschern. (1962, Фл. СССР, 27 : 146, descr. ross.) ser. nov. (sect. Stenocephalae). — Capitula parva angusta, 4—5 mm lt., congesta; receptaculi setae inaequilongae, longissimae scabridae; folia caulina anguste et longe decurrentia.

Typus: *C. leptocephala* Fisch. et Mey. ex Bunge.

Ser. Hypopoliae Tschern. (1962, Фл. СССР, 27 : 147, descr. ross.) ser. nov. (sect. Stenocephalae). — Capitula parva, 5—9 mm lt., ovoidea, congesta vel solitaria, ramos terminantia; receptaculi setae leves; folia caulina late et longe decurrentia.

Typus: *C. hypopolia* Bornm. et Sint.

Ser. Chaetocephalae Tschern. (1962, Фл. СССР, 27 : 151, descr. ross.) ser. nov. (sect. Stenocephalae). — Capitula parva, 8—10 mm lt., ovoidea, solitaria, ramos terminantia; receptaculi setae leves; folia caulina sessilia brevissime decurrentia.

Typus: *C. chaetocephala* Kult.

Subsect. Praemontanae Tschern. subsect. nov. (sect. Leiocaules). — Capitula pauca ovoidea vel globosa, (5) 10—20 mm lt., superne conspicue constricta, basi truncata vel impressa; involucri phylla interioribus exceptis rigide coriacea, dorso scabrida, rarius glandulosa, medio in spinam firmam strictam vel subarcuatam abeuntia.

T y p u s: *C. boissieri* Buhse.

Ser. Boreales Tschern. ser. nov. (sect. Leiocaules, subsect. Praemontanae). — Caudices plerumque albo-tomentosi vel albo-pilosi; caulis plerumque solitarius, superne parum subcorymbose breviter ramosus; capitula ovoideo-globosa, (10) 16—20 mm lt., dense araneosa, 60flora; involucri phylla numerosa (ad 100) dorso scabrida; corollae flavae vel pallide flavae, tubo antherarum purpureo; receptaculi setae leves vel nonnullae longissimae, 1—3 scabridae; folia supra tenuiter araneosa, eglandulosa, pinnatidentata.

T y p u s: *C. astracanica* (Spreng.) Tamamsch.

Ser. Antonowianae Tschern. ser. nov. (sect. Leiocaules, subsect. Praemontanae). — Suffruticulus; caules tenues nitidi, superne divaricato-ramosi; capitula ovoidea, 8 mm lt., tenuiter araneosa, 18—20flora; involucri phylla 50—80, dorso scabrida; corollae albidae, tubo antherarum purpureo; receptaculi setae leves; folia supra viridia, glabra, eglandulosa, pinnatiloba.

T y p u s: *C. antonowii* C. Winkl.

Ser. Glandulosae Tschern. ser. nov. (sect. Leiocaules, subsect. Praemontanae). — Caudices albo-tomentosi; caules laxe ramosi; capitula globoso-ovoidea, 9—10 mm lt., 20—25flora; involucri phylla 40—60, dorso glandulosa; corollae albidae, tubo antherarum purpureo; receptaculi setae applanatae leves; folia supra viridia glandulosa pinnatisecta.

T y p u s: *C. glandulosa* Kult.

Subsect. Congestiformes Tschern. subsect. nov. (sect. Leiocaules). — Capitula numerosa elongato-cylindrica, 4—6 mm lt., basi subattenuata; involucri phylla coriacea, dorso levia eglandulosa planiuscula, apice in spinam brevem tenuem acutata.

T y p u s: *C. cryptadena* Juz.

Ser. Albertoregelianae Tschern. (1962, Фл. СССР, 27 : 168, descr. ross.) ser. nov. (sect. Actinia). — Capitula numerosa in inflorescentias congesta; caudices residuis numerosis petiolorum foliorum vetustorum obtecti.

T y p u s: *C. albertoregelia* C. Winkl.

Ser. Sclerophyllae Tschern. (1962, Фл. СССР, 27 : 173, descr. ross.) ser. nov. (sect. Actinia). — Capitula pauca, solitaria, longe pedunculata, caudices incrassati, vestigiis numerosis foliorum vetustorum notati, sed residuis petiolorum destituti.

T y p u s: *C. sclerophylla* Juz.

Ser. Eryngioides Tschern. ser. nov. (sect. Sciadocousinia). — Capitula apice ramorum et basi caulis ramificationis congesta, inflorescentias capitatas vel umbelliformes formantia; corollae pallide roseae vel roseo-purpureas; receptaculi setae inaequilongae, longissimae superne subdilatatae scabridae.

T y p u s: *C. eryngioides* Boiss.

Ser. Fraternellae Tschern. ser. nov. (sect. Sciadocousinia). — Capitula solitaria vel bina, apice ramulorum abbreviatorum sita vel subsessilia, in inflorescentias diffuso-paniculatas congesta; corollae intense roseae vel atro-purpureae; receptaculi setae leves.

T y p u s: *C. fraternella* Bornm.

Ser. Platystegiae Tschern. ser. nov. (sect. Cousinia, subsect. Cousinia).— Plantae humiles ad 25 cm alt.; capitula bina-quina apice ramulorum abbreviatorum congesta, cylindrica, parce arachnoidea; involucri phylla carinata; receptaculi setae leves.

T y p u s: *C. platystegia* Tschern.

Ser. Congestae Tschern. (1962, Фл. СССР, 27 : 215, descr. ross.) ser. nov. (sect. Cousinia subsect. Cousinia). — Plantae procerae ad 100 cm alt.; capitula anguste cylindrica, subglabra, numerosa, glomerulata; involucri phylla planiuscula; receptaculi setae leves.

Typus: *C. congesta* Bunge.

Ser. Komarowianae Tschern. (1962, Фл. СССР, 27 : 250, descr. ross) ser. nov. (sect. Stenoloma). — Caules exalati, cum foliis parce pilosi; capitula oblongo-ovalia; folia caulina sessilia breviter decurrentia; receptaculi setae leves.

Typus: *C. komarowii* (O. Kuntze) C. Winkl.

Ser. Alaicae Tschern. (1962, Фл. СССР, 27 : 254, descr. ross.) ser. nov. (sect. Stenoloma). — Caules anguste alati, cum foliis parce pilosi; capitula ovoidea; folia caulina sessilia decurrentia; receptaculi setae leves.

Typus: *C. alaica* Juz. ex Tschern.

Ser. Baranovianae Tschern. (1962, Фл. СССР, 27 : 255, descr. ross.) ser. nov. (sect. Stenoloma). — Caules exalati cum foliis pilosissimi; capitula globosa; folia caulina sessilia; receptaculi setae leves.

Typus: *C. baranovii* Juz. ex Tschern.

Sect. Oligoclados Tschern. sect. nov. (sect. Microcarpae Bunge subsect. Kokuria Juz. ser. Pauciramosae Tschern. 1962, Фл. СССР, 27 : 315, descr. ross.). — Capitula solitaria apice ramorum abbreviatorum sita; involucri phylla numerosa, anguste lanceolata, carinato-sulcata, longe spinescenti-acutata, interiora in appendicem dilatata, «coronam» haud formantia; corollae roseae, antherarum tubi glabri; receptaculi setae scabridae; achenia obovoidea, glabra, levia, apice rotundata. Plantae biennes caulibus interrupte alatis, foliis sessilibus breviter decurrentibus mollibus haud spinescentibus pinnatisectis.

Typus: *C. pauciramosa* Kult.

Sect. Regelianae (Jus.) Tschern. comb. nov. — sect. Microcarpae Bunge subsect. *Kokuria* Juz. ser. *Regelianae* Juz. 1940, Тр. Тадж. базы АН СССР, 8 : 515, 560 — sect. *Lampocarpae* C. Winkl. 1893, Тр. Петерб. бот. сада, 12, 2 : 242, p. p.

Typus: *C. regelii* C. Winkl.

Ser. Ecoronatae Tschern. ser. nov. (sect. Carduncellus). — Involucri phylla pauca 25—70, in acumina sensim acutata, interiora lanceolata plana plerumque fusco-colorata, breviter acutata, «coronam» haud formantia.

Typus: *C. buphtalmoides* Regel.

Ser. Coronatae Tschern. ser. nov. (sect. Carduncellus). — Involucri phylla numerosa (100 et ultra), carinato-sulcata, in acumen trigonum robustum acutata, interiora lineari-lanceolata plana longe radiata, plerumque purpureo-colorata, «coronam», phylla media sibi adhaerentia ad 15—30 mm superantem, formantia.

Typus: *C. schtschurowskiana* Regel et Schmalh.

Sect. Leiacanthos Tschern. sect. nov. — Capitula solitaria caulem vel ramos terminantia; involucri phylla lanceolata, carinata, in spinas robustas breviter acutata, media basi spinae intra subincrassata; corollae roseae vel flavae, antherarum tubi glabri; receptaculi setae leves; achenia obovoidea levia, apice rotundata vel obpyramidata, manifeste costata, ad latera incrassata, apice dentata. Plantae biennes vel perennes caulibus exalatis, foliis caulinis semiamplexicaulibus sessilibus.

Typus: *C. centauroides* Fisch. et Mey. ex Bunge.

Ser. Costatae Tschern. ser. nov. (sect. Leiacanthos). — Achenia obpyramidata costata, ad latera incrassata, apice dentata.

Typus: *C. centauroides* Fisch. et Mey. ex Bunge.

Ser. Ecostatae Tschern. ser. nov. (sect. Leiacanthos). — Achenia obovoidea, levia, apice rotundata.

Typus: *C. triceps* Kult.

Sect. Subappendiculatae Tschern. sect. nov. — Capitula solitaria, caulem et ramos terminantia; involucri phylla pauca carinata, breviter spinescenti-acutata, medio constricta, breviter acutata vel dilatata et breviter acuminata, interiora paleacea, in appendicem dilatata, «coronam» brevem formantia; corollae roseae, antherarum tubi glabri; receptaculi setae leves vel scabridae; achenia obovoidea, apice rotundata vel obscure longitudinaliter costata, secus costas anguste interrupte alata. Plantae biennes caulibus exalatis, foliis caulinis semiamplexicaulibus sessilibus.

T y p u s: *C. simulatrix* C. Winkl.

Ser. Leiospermae Tschern. ser. nov. (sect. Alpinae). — Achenia obovoidea levia, apice rotundata.

T y p u s: *C. verticillaris* Bunge.

Ser. Pterospermae Tschern. ser. nov. (sect. Alpinae). — Achenia obovoidea costata, secus costas anguste alata, apice breviter dentata.

T y p u s: *C. rubiginosa* Kult.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 25 IX 1987.

УДК 005 : 582.674.031.734.94 (470.67)

Бот. журн., т. 73, № 4

Ш. А. Гусейнов

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *ROSA* (*ROSACEAE*) ИЗ ДАГЕСТАНА

SH. A. G U S E Y N O V. NEW SPECIES OF THE GENUS *ROSA* (*ROSACEAE*) FROM THE DAGHESTAN

Описаны новые таксоны рода *Rosa* — *R. kamelinii* и *R. awarica* — из Дагестана.

Изучение многолетних собственных сборов и коллекций, собранных экспедициями и отдельными коллекторами флоры Дагестана, позволило выявить 2 новых вида рода *Rosa* (*Rosaceae*).

Rosa kamelinii Gussejnov sp. nov. — Fruticulus erectus humilis ad 50 cm altus. Aculei conformes, subulati, plerumque gemini, recti, rarius sursum vel deorsum vix directi, 5—8 mm longi, aculeolis setiformibus nullis. Folia 6—10 cm longa, sparse stipitato-glandulosa, secus nervos foliolorum principales et ad rachidem praecipue breviter et dense tomentosa, foliolis (2) 3 jugis, laxe dispositis, 10—28 mm longis, 7—18 mm latis, obovatis, apice obtusis vel late rotundatis, biserrato-dentatis, glandulis sessilibus et stipitatis dense tectis; stipulae 13—18 mm longae, 5—10 mm latae, petiolo alte adnatae. Flores solitarii, pedicellis brevibus 7—8 mm longis ciliatis, interdum praeterea minute glanduloso-setulosis. Sepala anguste lanceolata triangularia fructum maturum sesqui superantia 18—25 mm longa, introrsum inflexa, intus breviter albo-lanuginosa, dorso et margine stipitato-glandulosa, appendicibus lateralibus angustis paucis et lacinia apicali longa praedita, post anthesin ascendentia et fructibus maturis diu persistentia. Fructus late elliptici vel ovali-ovoidei, 11—15 mm longi, 10—13 mm lati, atro-rubri glabri. Capitulum stigmatum sessile, dense pilosum.

T y p u s: RSSA Daghestania, distr. Tljaratensis, pag. Tljarata, in loco «Ugnab» dicto, declivitas boreali-occidentalis, silvae mixtae; ad margines et in areis apertis lucidioribus silvae 1700—1900 m s. m., 24 VIII 1975, fr., Sch. A. Gusseinov (LE).

Planta ex affinitate Rosae glutinosae Sm. s. l., species caucasicas numerosas notarum combinatione inter se distantes amplectente; nostra species *Rosae mar-*

schallianae Sosn. (*R. leucanthae* Bieb.) late distributae maxime affinis videtur, a qua floribus singulis, sepalis angustissimis et longissimis, capitulo stigmatum sessili necnon foliis propriis foliolis laxissime distantibus differt.

Rosa kamelinii Gussejnov (Sect. *Caninae* subsect. *Rubiginosae*).

Низкий прямостоячий кустарничек, до 50 см выс. Шипы однотипные, шиловидные, в основном парные, прямые, реже направлены немножко вверх или вниз, 5—8 мм дл., без щетиновидных шипиков. Листья 6—10 см дл., рассеянностебельчатожелезистые, а на главных жилках листочков и особенно по стержню листа коротко- и густовойлочно-опушенные; листочки в числе (2) 3 пар, рыхло расположенных по стержню, 10—28 мм дл. и 7—18 мм шир., обратно-яйцевидные, их верхушки тупые или широкозакругленные, дваждыпильчатозубчатые, густо покрытые сидячими и стебельчатыми железками; прилистники 13—18 мм дл. и 5—10 мм шир., высоко сросшиеся с черешком. Цветки одиночные; цветоножки короткие, 7—8 мм дл., реснитчато-опушенные, иногда с примесью мелких железистых щетинок. Чашелистики узколанцетно-треугольные, в полтора раза превышают зрелый плод, 18—25 мм дл., внутрь загнутые, изнутри короткобелошерстистые, по спинке и по краю — стебельчатожелезистые, с немногими узкими боковыми придатками и длинной верхушечной долей. Чашелистики после цветения косо кверху поднятые и долго остаются при зрелых плодах. Плоды широкоэллиптические или яйцевидные, 11—15 мм дл. и 10—13 мм шир., темно-красные, голые. Головка рылец сидячая, густоопушенная.

Т и п: Дагестанская АССР, Тляратинский р-н, с. Тлярата, в местечке Угпаб, северо-западный склон со смешанным лесом. На опушках и в более светлых открытых участках леса, 1700—1900 м над ур. м., 24 VIII 1975, пл., Ш. А. Гусейнов (LE).

Принадлежит к группе родства Rosa glutinosa Sm. s. l., объединяющей многочисленные кавказские виды, различаемые комбинациями признаков. Из них наиболее близким видом, вероятно, является широко распространенная *Rosa marschalliana* Sosn. (*R. leucantha* Bieb.), от которой наш вид отличается прежде всего одиночными цветками, очень узкими и длинными чашелистиками и сидячей головкой рылец, а также характерными листьями с очень рыхло расставленными парами листочков. Новый вид назван в честь Рудольфа Владимировича Камелина.

Rosa awarica Gussejnov sp. nov. — Frutex erectus ad 1 m altus, turionibus et ramis floriferis glabris. Aculei conformes, subulati, mediocres, 3—8 mm longi, subrecti vel subdeclinati, a lateribus subcompressi, in ramis floriferis parvi subfalcati, aculeolis setiformibus nullis. Folia 5—6(9) cm longa, dense griseo-tomentosa, plerumque eglandulosa, in rachide interdum glandulis aculeolisque solitariis praedita. Stipulae 15—20 mm longae, 3—4 mm latae, petiolo alte adnatae, pilosae, margine tantum glandulis minutis obsitae. Foliola 7, rarius 9, pro medio 20 mm longa, 10 mm lata, elliptica, rarius oblongo-obovata margine minute et acute biserrulata, serraturis glandulis stipitatis coronatis. Flores apice ramorum singuli, pedicellis glabris 10—12 mm longis, sepala fructu sesqui longiora, pinnata, appendicibus lateralibus angustis, anguste triangulari-lanceolata 18—22 mm longa, introrsum involuta, per totam fere longitudinem dense pilosa, margine stipitato-glandulosa, post anthesin oblique ascendentia vel cupuliformiter patentia, fructu maturo persistentia. Flores rosei videntur; capitulum stigmatum longe albo-lanuginosum, breviter stipitatum. Fructus fauce 1.5—2 mm in diam. Hypanthia glabra subglobosa vel late urceolata, 12—14 mm longa, 12—15 mm lata, basi dilatata, parte superiore angusta, maturitate atro-vel violaceo-rubra.

T y p u s: RSSA Daghestania, distr. Tsuntensis, pagus Bezhta, locus Okjkje dictus, declivitas boreali-orientalis, silvae mixtae, ad margines et in areis apertis lucidis 1500—1700 m s. m., 26 VIII 1975, fr., Sch. A. Gusseinov (LE).

Planta ex affinitate Rosae mollis Sm. s. l., i. e. speciebus caucasicis *R. ruprechtii* Boiss. et *R. hirtissimae* Lonacz. affinis est, sed ab ambabus foliolis margine biserratis, pedicellis fructuque glabris necnon sepalis longis angustis differt.

Rosa awarica Gussejnov (Sect. *Caninae*, subsect. *Vestitae* R. Kell.).

Прямостоячий кустарник, до 1 м выс., турионы и цветочные побеги голые; шипы однотипные, шиловидные, средних размеров, 3—8 мм дл., почти прямые или слегка изогнутые книзу, слабо сдавлены с боков, на цветоносных побегах мелкие слегка серповидно изогнутые, без примеси щетиновидных шипиков. Листья 5—6 (9) см дл.; густосеровойлочно-опушенные, обычно лишены железок, на рахисе иногда единичные железки и шипики; прилистники 15—20 мм дл. и 3—4 мм шир., высоко сросшиеся с черешком, опушенные, только по краю усеяны мелкими железками; листочки в числе 7, реже 9, в среднем 20 мм дл. и 10 мм шир., эллиптические, реже продолговато-обратнояйцевидные, по краю мелко остродваждыпильчатые, увенчанные стебельчатыми железками. Цветки одиночные на концах побегов; цветоножки голые, 10—12 мм дл.; чашелистики в 1.5 раза превышают длину плода, перистые с узкими боковыми придатками, узкотреугольно-ланцетные, 18—22 мм дл., внутрь завернутые, почти по всей длине густоопушенные, по краю стебельчато-железистые, после цветения обращены косо вверх или чашевидно-распростертые, сохраняются до полного созревания плодов; цветки, вероятно, розовые; головка рылец длиннобелошерстистая, на короткой ножке; зев плода 1.5—2 мм в диам. Гипантии голые, почти шаровидные или ширококувшиповидные, 12—14 мм дл. и 12—15 мм шир., с расширенными основаниями и узкими горлышками, при созревании темно- или фиолетово-красные.

Тип: Дагестанская АССР, Цунтинский р-н, с. Бежта. В местечке Окъкъа. Северо-восточный склон с широколиственным лесом. На опушках и в светлых открытых участках 1500—1700 м над ур. м., 26 VIII 1975, пл., Ш. А. Гусейнов (LE).

Принадлежит к родству Rosa mollis Sm. s. l., т. е. близка к кавказским видам *R. ruprechti* Boiss. и *R. hirtissima* Lonacz. От обоих видов отличается двоякопильчатыми листочками, голыми цветоножками и плодами, а также узкими длинными чашелистиками.

В заключение выражаю признательность Р. В. Камелину за уточнение и определение некоторых образцов растений.

ЛИТЕРАТУРА

Гаджиева Г. Г. Высоковитаминные шиповники Азербайджана. — Изв. АН АзССР. Сер. биол. наук, 1975, № 2, с. 7—11. — *Галушко А. И.* Новые виды шиповников флоры Кавказа.— Бот. материалы Гербария Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР, 1959, т. 19, с. 204—217. — *Галушко А. И.* Новые виды шиповников флоры Центрального Кавказа. — Уч. зап. Кабард.-Балк. ун-та, 1962, вып. 53, с. 51—56. — *Галушко А. И.* Флора Северного Кавказа. Т. 2. Ростов-на-Дону: Изд-во Рост. ун-та, 1980. 352 с. — *Гроссгейм А. А.* Сем. *Rosaceae*. — В кн.: Флора Кавказа. Т. 5. М.; Л., 1952, с. 107—126. — *Флора* Азербайджана. Т. 5. Баку: Изд-во АН АзССР, 1954. 580 с. — *Хржановский В. Г.* Розы. М.: Сов. наука, 1958. 500 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Юзепчук С. В.* Сем. *Rosaceae*. Флора СССР. Т. 10. Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 675 с. — *Christ H. Rosa*. — In: Boissier E. Flora Orientalis. Genevae; Basileae, 1888, Suppl., p. 201—229. — *Crepin F.* Primitiae monographiae Rosarum. — Bul. Soc. Bot. Belg., 1869, t. 8, fosc. 1, p. 226—349.

Дагестанский
государственный педагогический институт.

Получено 17 VI 1987.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(477.75) Бот. журн., т. 73, № 4

В. Н. Голубев, В. В. Корженевский

О НОВЫХ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ НАХОДКАХ В КРЫМУ

V. N. GOLUBEV, V. V. KORSHENEVSKY.
ON NEW FLORISTIC FINDINGS IN THE CRIMEA

Впервые на территории Керченского п-ова (Крымская обл.) обнаружены 3 новых для флоры Крыма вида: *Agropyron dasyanthum*, *Allium pervestitum*, *Myosotis discolor*. Приводится характеристика экотопов и состава синтаксонов, в которых встречены указанные виды.

Детальное геоботаническое обследование сохранившейся естественной растительности на территории Керченского п-ова (Крымская обл.), проводившееся в 1981—1987 гг., позволило выявить ряд новых для флоры Крыма видов цветковых растений (Вульф, 1951; Определитель. . ., 1972). Сделанные находки имеют не только флористическое значение, но дают дополнительную информацию о генезисе флоры и современных тенденциях экоценогенеза растительности.

Интересной флористической находкой следует считать *Agropyron dasyanthum* Ledeb. (житняк пушистоцветковый), который обнаружен на азовском побережье Керченского п-ова в окр. бух. Широкой и с. Нижне-Заморское на дюнах. Дюны частично перекрывают отмерший клиф или формируют систему валов, и в месте их контакта образуются валы выдувания, являющиеся по сути динамичной структурой. В зависимости от ветровой обстановки они то увеличиваются, то уменьшаются, создавая тем самым базис для формирования пионерной растительности. Житняк пушистоцветковый относится к видам, обладающим стресс-толерантностью, и успешно заселяет места проявления современных экзогенных геоморфологических процессов. Этому благоприятствует целый ряд приспособлений, как например формирование на корнях защитных футляров из песчинок, сцементированных корневыми выделениями.

A. dasyanthum известен как эндемик нижнеднепровских песков, имеющий несколько изолированных местонахождений в районе городов Николаева и Мелитополя. Здесь он растет на подвижных слабо закрепленных песках и при увеличении задернения постепенно исчезает (Прокудин и др., 1977).

На дюнах Керченского п-ова указанный вид встречается с покрытием около 4 % в качестве компонента ассоциации Secalo-Stipetum borysthenicae Korsh. 86. В ее составе зафиксированы деревья и кустарники *Crataegus orientalis* Pall. ex Bieb. — 2,[1] *Rosa canina* L. — 1; полукустарники *Artemisia marschalliana* Spreng. — 1; полукустарнички *Astragalus varius* S. G. Gmel. — 1, *Jurinea laxa* Fisch. ex Iljin — 1; поликарпические травы *Arum elongatum* Stev. — 1, *Astragalus borysthenicus* Klok. — 1, *Carex colchica* — 3, *Centaurea adpressa* Ledeb. — 1, *C. sterilis* Stev. — 1, *Chondrilla juncea* L. — 1, *Coronilla varia* L. — 1, *Crambe pontica* Stev. ex Rupr. — 1, *Elytrigia bessarabica* (Săvul. et Rauss) Prokud. — 1, *Eryngium maritimum* L. — 1, *Euphorbia seguierana* Neck. — 3, *Festuca valesiaca*

[1] Обилие дано по Браун-Бланке.

Gaudin — 2, *Galium humifusum* Bieb. — 1, *Geum urbanum* L. — 1, *Hieracium umbellatum* L. — 1, *Koeleria cristata* (L.) Pers. — 1, *Lactuca tatarica* (L.) C. A. Mey. — 1, *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. — 5, *Medicago romanica* Prod. — 1, *Rumex euxinus* Klok. — 1, *Stipa borysthenica* Klok. ex Prokud. — 3, *Verbascum pinnatifidum* Vahl. — 1; озимые однолетники *Alyssum hirsutum* Bieb. — 1, *Anthriscus cerefolium* (L.) Hoffm. — 1, *Anisantha tectorum* (L.) Nevski — 1, *Erodium cicutarium* (L.) L'Hér. — 1, *Galium aparine* L. — 1, *Helianthemum salicifolium* (L.) Mill. — 1, *Pleconax subconica* (Friv.) Šourcová — 1, *Senecio vernalis* Waldst. et Kit. — 1, *Trigonella monspeliaca* L. — 1, *Valerianella coronata* (L.) DC. — 1; яровые однолетники *Plantago scabra* Moench — 1, *Xanthium italicum* Moretti — 1.

Обнаруженный нами *A. dasyanthum* отличается от зарегистрированного ранее для этих условий *Agropyron cimmericum* Nevski расставленностью нижних колосков от 0.5 до 1—1.5 см, безостостью нижних цветковых чешуй, гладкостью верхних цветковых чешуй или наличием 1—5 мелких шипиков на их килях (Цвелев, 1974). Для обоих видов характерно развитие длинных корневищ.

На приморских склонах мшанкового рифа п-ова Казантип, занятых фитоценозами субассоциации Puccinellio distantis-Limonietum meyeri asparagetosum Korsh. 87, обнаружен *Allium pervestitum* Klok. Ранее во флоре Крыма он не значился. Указывается (Омельчук-Мякушко, 1979) как эндемик Западного Причерноморья и нижнего Дона, произрастающий на приморских степных склонах.

В состав синтаксона также входят кустарнички *Ephedra distachya* L. — 1; полукустарнички *Halimione verrucifera* (Bieb.) Aell. — 2, *Kochia prostrata* (L.) Schrad. — 1; полукустарнички *Alyssum obtusifolium* Stev. ex DC. — 1; поликарпические травы *Agropyron lavrenkoanum* Procud. — 1, *Allium inaequale* Janka — 1, *A. paczoskianum* Tuzs. — 1, *Asparagus verticillatus* L. — 1, *Crinitaria linosyris* (L.) Less. — 1, *Cynanchum acutum* L. — 1, *Dactylis glomerata* L. — 1. *Elytrigia bessarabica* (Šavul. et Rayss) Prokud. — 1, *E. repens* (L.) Nevski — 1, *Falcaria vulgaris* Bernh. — 1, *Goniolimon tataricum* Klok. — 1, *Koeleria cristata* — 1. *Limonium meyeri* (Boiss.) O. Kuntze — 1, *L. platyphyllum* Lincz. — 1, *Medicago romanica* — 1. *Poa angustifolia* L. — 1, *P. bulbosa* L. — 1, *P. crispa* Thuill. — 3. *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. — 1, *Taraxacum erythrospermum* Andrz. — 1; многолетние или двулетние монокарпики *Melilotus albus* Medik. — 1, *Silene dichotoma* Ehrh. — 1; озимые однолетники *Anisantha sterilis* (L.) Nevski — 1, *A. tectorum* — 3, *Anthemis cotula* L. — 1, *Bromus mollis* L. — 1, *B. squarrosus* L. — 1. *Holosteum umbellatum* L. — 1, *Lamium amplexicaule* L. — 1, *Medicago minima* (L.) Bartalini — 1, *Pleconax subconica* — 1. *Senecio vernalis* — 1, *Trifolium campestre* Schreb. — 1, *Veronica hederifolia* L. — 1.

Allium pervestitum Klok. по своим морфологическим признакам вполне идентичен приведенным во «Флоре европейской части СССР» (Омельчук-Мякушко, 1979) признакам. Его образцы собраны 16 V 1984 в фазе конца цветения—начала плодосозревания, что позволяет сделать вывод о полном прохождении им онтогенеза.

На дне остаточной траншеи открытого карьера по добыче железной руды, расположенного западнее с. Заветное Ленинского р-на. действовавшего до 1917 г. и эксплуатировавшегося иностранной компанией, обнаружена *Myosotis discolor* Pers. — незабудка разноцветная. Ранее для флоры Крыма она не упоминалась. Ареал ее, по данным Д. Н. Доброчаевой (1981), охватывает территорию Средней Европы от Англии и Северной Швеции до Испании. Северной Италии. Югославии и Венгрии. На территории СССР известна в Прибалтике, бассейнах верхнего Днестра и среднего Днепра, а также как заносное в Западном Закавказье.

Незабудка разноцветная собрана 20 V 1984 на дне траншеи, находящейся в состоянии самокультивации более 65 лет. Дно карьера сложено остатками икряных железных руд в смеси с темно-серыми нижнекиммерийскими глинами и смытыми с отвала частицами нерудных пластов.

Указанный вид входит в состав фитоценозов, включенных в антропогенную ассоциацию Scabiosa ucrainici—Kochetum Korsh. 86. Кроме *Myosotis discolor*, в составе синтаксона с различным покрытием встречаются: полукустарники *Kochia prostrata* — 4, *Gypsophila paniculata* L. — 3; поликарпические травы *Alcea novopokrovskii* Iljin — 2, *Cynodon dactylon* — 1, *Elytrigia repens* — 1, *Euphorbia seguierana* — 1, *Festuca valesiaca* — 3, *Galium humifusum* — 1, *Herniaria glabra* — 1, *Koeleria cristata* — 1, *Medicago falcata* L. — 1, *Poa bulbosa* — 5, *Senecio grandidentatus* Ledeb. — 1; многолетние или двулетние монокарпики *Echium vulgare* L. — 1, *Lappula squarrosa* (Retz.) Dumort. — 1, *Salvia aethiopis* L. — 2, *Scabiosa ucranica* L. — 2, *Silene wolgensis* (Hornem.) Bess. ex Spreng. — 1; озимые однолетники *Alyssum hirsutum* — 1, *Anisantha tectorum* — 3, *Camelina microcarpa* Andrz. — 1, *Crepis ramosissima* D'Urv. — 1, *Medicago minima* — 1, *Pleconax subconica* — 1, *Trifolium arvense* L. — 1, *T. campestre* — 1, *Valerianella dentata* (L.) Poll. — 1, *V. locusta* (L.) Laterrade — 1, *Xeranthemum annuum* L. — 1; яровые однолетники *Atriplex prostrata* Boucher — 1, *Chenopodium album* L. — 1, *Consolida divaricata* (Ledeb.) Schröding — 1.

Новое местонахождение *Agropyron dasyanthum* является естественным расширением ареала этого вида вследствие миграции прибрежноморским «трактом» (Голубев и др., 1986) из относительно близкого исходного очага произрастания. Обнаружение *Allium pervestitum* на Казантипском побережье Азовского моря существенно уточняет первичный ареал вида, в целом достаточно компактный. Можно предполагать, что лук переодетый попал в Крым северным — материковым — путем из районов Западного Причерноморья и нижнего Дона в периоды более тесного сухопутного соединения Крыма с югом Русской равнины в плейстоцене и голоцене. Несколько проблематичным представляется происхождение в Крыму *Myosotis discolor*, поскольку возможен как антропогенный занос вида, так и естественная миграция прибрежноморским каналом. Во всяком случае, произрастание ее в странах Средиземноморья вполне допускает естественное развитие вида в Крыму.

ЛИТЕРАТУРА

Вульф Е. В. Флора Крыма. 1951. Т. 1, вып. 4. М.: Сельхозгиз. 153 с. — *Голубев В. Н., Сазонов А. В., Волокитин Ю. С.* К хорологии и биоэкологии *Theligonum cynocrambe* L. в Крыму. — В кн.: Флора и растительность Украины. Киев: Наук. думка. 1986, с. 16—19. — *Доброчаева Д. Н.* Сем. 140. *Boraginaceae* Juss. — Бурачниковые. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 5. Л.: Наука, 1981, с. 113—179. — *Омельчук-Мякушко Т. Я.* Сем. *Alliaceae* J. G. Agardh — Луковые. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 4. Л.: Наука, 1979, с. 261—267. — *Определитель* растений Крыма / Под общ. ред. Н. И. Рубцова. Л.: Наука, 1972. 550 с. — *Прокудин Ю. Н., Вовк А. Г., Петрова О. А.* и др. Злаки Украины. Киев: Наук. думка. 1977. 518 с. — *Цвелев Н. Н.* Сем. 180. *Poaceae* Barnh. (*Gramineae* Juss. nom. altern.). — Злаки. — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 1. 1974, Л.: Наука, с. 117—368.

Никитский ботанический сад,
Ялта.

Получено 20 X 1986

УДК 581.9 (470.42) Бот. журн., т. 73, № 4

Н. С. Раков

О НЕКОТОРЫХ АДВЕНТИВНЫХ РАСТЕНИЯХ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

N. S. RAKOV. ON SOME ADVENTIVE PLANTS OF THE ULYANOVSK REGION

Сообщается о нахождении 7 новых видов адвентивных растений на территории Ульяновской обл., для 5 приведены новые местонахождения.

Исследования растительного покрова Ульяновской обл. последнего времени (1979—1987 гг.) выявили ряд новинок флоры, не отмеченных здесь ранее (Маевский, 1964; Определитель. . ., 1984). К настоящему моменту флора области с учетом последних находок насчитывает 1382 вида.

Если к концу 70-х годов на долю адвентивных растений приходилось 2.5 % (Благовещенский и др., 1979), то в настоящее время они составляют уже 4.4 % от общего числа видов флоры области. Отдельные из ранее найденных нами адвентивных растений (*Kochia sieversiana* (Pall.) C. A. Mey., *Hordeum jubatum* L., *Urtica cannabina* L., *Artemisia annua* L.) в настоящее время стали либо ценозообразователями рудеральных группировок, либо играют в них заметную роль. Среди них *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen. обладает особой агрессивностью по захвату и освоению рудеральных местообитаний, вытесняя с них обычные для этих мест сорные растения. На это же указывала и Р. Е. Левина (1987). Ниже приводятся находки только адвентивных растений.

Vicia grandiflora Scop.[1] Первые зацветшие растения найдены 25 V 87 на территории центральной больницы г. Ульяновска и прилегающей захламленной опушке соснового леса. К середине лета особи обильно цвели и плодоносили, заметно выделяясь на фоне песчаного субстрата и разреженного растительного покрова. Вместе с горошком здесь произрастали и другие заносные растения: *Lepidium densiflorum* Schrad., *Oenothera biennis* L., *Artemisia sieversiana* Willd. Вероятно, этот вид занесен сюда с посевным материалом (овсяницей луговой), поскольку на территории больницы была предпринята попытка создания газона.

Elymus sibiricus L. Большая куртина найдена в середине июля 1983 г. во дворе общежития Ульяновского педагогического института. Растение находилось в фазе плодоношения.

Elymus trachycaulus (Link.) Gould et Shinners. В виде отдельных особей обнаружен во вторичных местообитаниях (обочины дорог, залежи, окраины полей) в 1983 г. в Заволжской части г. Ульяновска. В подобных местообитаниях найден в 1986 г. и в правобережной части города.

Senecio viscosus L. Это растение зарегистрировано довольно широко на территории области: в 1979 г. на территории и в окрестностях суконной фабрики г. Димитровграда, где обильно произрастало по песчаным местам вместе с *Plantago scabra* Moench.; в 1984 г. на территории суконной фабрики в р. п. Игнатовка Майнского р-на; в 1986 г. в окр. с. Юлова Инзенского р-на; в 1983 г. на ж.-д. путях ст. Майна, а в 1985—1987 гг. на многих станциях области: Чердаклы, Верхняя Терраса, Выры, Охотничья и других станциях одной ж.-д. ветки. Обычно во время диссеминации клейкие особи этого крестовника облеплены собственными семенами и парашютиками других, растущих поблизости сложноцветных — *Carduus crispus* L., *C. acanthoides* L., *Cirsium arvense* L. и др. М. С. Игнатов и Е. А. Игнатова (1982) отметили широкое распространение и натурализацию за последнее время крестовника клейкого по территории таежной зоны

[1] Названия видов приведены по сводке С. К. Черепанова (1981).

европейской части СССР. С большой долей вероятности мы можем говорить об этом же и для средней полосы России.

Lepidium perfoliatum L. Образует на улицах с. Н. Зимницы Старокулаткинского р-на чистые популяции различной площади (часто напоминающие газон), хорошо заметные среди рудеральной растительности. Кроме того, в таких же местообитаниях найден на ж.-д. ст. Кулатка Саратовской обл. — территории, смежной со Старокулаткинским р-ном Ульяновской обл.

Veronica agrestis L. Небольшими латками обнаружена в 1985 г. на газонах г. Ульяновска, а в садах с. Ундоры Ульяновского р-на этот вид является одним из основных сорняков.

Grossularia reclinata (L.) Mill. Как одичалое или в диком состоянии известно во многих областях Центральной России (Маевский, 1964). В июле 1986 г. найдены 2 куста на поляне дубового леса в окр. с. Архангельского Чердаклинского р-на.

Для некоторых адвентивных растений, указанных ниже, обнаружены новые местонахождения.

Silene dichotoma Ehrh. Ранее была известна как полевой сорняк на юге Правобережья области (Определитель растений Среднего Поволжья, 1984). В 1983 г. зарегистрирована и на Левобережье (коллектор С. Корнилов) по межам и дорогам учхоза Ульяновского сельскохозяйственного института.

Elsholtzia ciliata (Thunb.) Hyl. Небольшая популяция в 20—25 особей найдена в августе 1979 г. на берегу р. Мелекесска в г. Димитровграде, а в 1984 г. — на территории суконной фабрики р. п. Игнатовка Майнского р-на. Из других заносных растений здесь произрастали *Kochia sieversiana* (Pall.) C. A. Mey., *Lycopsis orientalis* L., *Cyclachaena xanthiifolia* (Nutt.) Fresen.

Thladiantha dubia Bunge. Впервые этот «дикий огурец» отмечен нами в 1967—1968 гг. по отдельным пунктам Старомайнского и Мелекесского районов (Раков,1971). В 1986 г. при обследовании рудеральной растительности в г. Димитровграде обнаружено широкое распространение тладианты по садам, вдоль заборов и среди прибрежной растительности по р. Мелекесска. В 1987 г. собран нами в р. п. Тагай Майнского р-на.

Spergula sativa Boenn. Как полевой сорняк был известен на юге Правобережья области. Собран нами 30 VII 87 близ с. Дворики Ульяновского р-на на кукурузном поле, где произрастает очень обильно.

Fagopyrum tataricum (L.) Gaertn. В нашей флоре этот вид был известен ранее как редкий полевой сорняк в отдельных районах на юге области. В августе 1987 г. зарегистрирован нами как «железнодорожное» растение: более десятка отцветающих растений найдены на территории ж.-д. станций Чердаклы и В. Терраса.

Гербарные образцы всех видов хранятся в гербарии кафедры ботаники Ульяновского педагогического института.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский В. В., Пчелкин Ю. А., Раков Н. С. Новые сведения о флоре Ульяновской области. — В кн.: Флора и растительность Среднего Поволжья. Ульяновск: УГПИ, 1979. с. 72—78. — *Игнатов М. С., Игнатова Е. А.* Новости адвентивной флоры Барнаула и его окрестностей (Алтайский край). — Бот. журн., 1982, т. 67, № 10, с. 1421—1424. — *Левина Р. Е.* Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 160 с. — *Маевский П. Ф.* Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л.: Колос, 1964. 880 с. — *Определитель* растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984. 392 с. — *Раков Н. С.* Новые и редкие флористические находки на территории Ульяновского и отчасти Куйбышевского Заволжья. — Уч. зап. Ульян. пед. ин-та. Сер. биол., т. 21, вып. 6, 1971, с. 68—74. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Ульяновский педагогический институт. Поступило 25 IX 1987

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316 : 582 (234.851)

А. Н. Лавренко, Н. П. Сердитов, З. Г. Улле

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВ *ASPARAGACEAE, ASTERACEAE* И *RANUNCULACEAE* С СЕВЕРНОГО УРАЛА (КОМИ АССР)

A. N. LAVRENKO, N. P. SERDITOV, Z. G. ULLE.
CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF *ASPARAGACEAE, ASTERACEAE* AND *RANUNCULACEAE* FROM THE NORTH URALS (KOMI ASSR)

Asparagaceae

Maianthemum bifolium (L.) F. W. Schmidt, **2n=36.** Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Кисуньи, 17 км к юго-востоку-востоку от ее впадения в р. Унью, 13 VII 1986, № As 2, Лавренко, Улле.[1]

Asteraceae

Cacalia hastata L., **2n=60.** Троицко-Печорский р-н, остров на р. Кисунье, 17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью, 23 VII 1986, № At 25, Лавренко, Улле.

Crepis chrysantha (Ledeb.) Turcz., **2n=8** (5 образцов), **2n=12** (1 образец); Троицко-Печорский р-н, 3 км к западу от вершины г. Отыртэн (1234.2 м над ур. м.), западный ее склон, 6 VIII 1986, № At 18, Лавренко.

C. paludosa* (L.) Moench, **2n=12 (4 образца), **2n=12+0—2B** (1 образец). Троицко-Печорский р-н, остров на р. Кисунье, 17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью, 23 VII 1986, № At 26, Лавренко, Улле. **2n=12.** Троицко-Печорский р-н, 5 км к западу от вершины г. Отыртэн (1234.2 м над ур. м.), правый берег р. Елимы (Оуньи) в ее истоках, 7 VIII 1986, № At 22, Лавренко.[2]

C. sibirica L., **2n=10+3B** (1 образец), **2n=10** (2 образца). Троицко-Печорский р-н, остров на р. Кисунье, 17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью, 22 VII 1986, № At 15, Лавренко, Улле.

Erigeron acris L., **2n=18.** Троицко-Печорский р-н, правый берег р. Кисуньи, 12 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью. 10 VII 1986, № At 28, Лавренко, Улле.

Hieracium alpinum* L., **2n=27. Троицко-Печорский р-н, 3 км к западу от вершины г. Отыртэн (1234.2 м над ур. м.), западный ее склон, 6 VIII 1986, № At [illegible], Лавренко.

H. murorum L. s. lat. (*H.* subsect. *Muroria* Juxip), **2n=27** (2 образца), **2n=36** ([illegible] образца). Троицко-Печорский р-н, 5 км к западу от вершины г. Отыртэн (1234.2 м над ур. м.), правый берег р. Елимы (Оуньи) в ее истоках. 7 и 16 VIII 1986, № At 26, At 27, Лавренко. **2n=36** (3 образца). Троицко-Печорский р-н,

---

[1] Все процитированные образцы хранятся в Гербарии Института биологии Коми филиала АН СССР в Сыктывкаре (SYCO).

[2] Звездочка у вида означает, что числа хромосом для таксонов флоры СССР определены впервые; звездочка у числа хромосом — ранее определены были другие числа.

левый берег р. Кисуньи, 17 км к юго-востоку от ее впадения в р. Унью, 18 VII 1986, № At 32, Лавренко, Улле.

H. nigrescens* Willd., **2n=27. Троицко-Печорский р-н, 5 км к западу от вершины г. Отыртэн (1234.2 м над ур. м.), левый берег р. Елимы (Оуньи) в ее истоках, 16 VIII 1986. № At 31, Лавренко.

H. pseuderectum* Schljak., **2n=27. Троицко-Печорский р-н, 5 км к западу от вершины г. Отыртэн (1234.2 м над ур. м.), правый берег р. Елимы (Оуньи) в ее истоках, 16 VIII 1986, № At 30, Лавренко.

Lactuca sibirica (L.) Maxim., **2n=27**. Троицко-Печорский р-н, остров на р. Кисунье, 17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью. 3 VII 1986, № At 24, Лавренко, Улле.

Ligularia sibirica (L.) Cass., **2n=60**. Троицко-Печорский р-н, правый берег р. Кисуньи, 17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью, 24 VII 1986, № At 19, Лавренко, Улле; 5 км к западу от вершины г. Отыртэн (1234.2 м над ур. м.), правый берег р. Елимы (Оуньи) в ее истоках, 7 VIII 1986, № At 20, Лавренко.

Omalotheca norvegica* (Gunn.) Sch. Bip. et F. Schultz, **2n=56. Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Кисуньи, 17 км к юго-востоку от ее впадения в р. Унью. 18 VII 1986, № At 37, Лавренко, Улле.

Petasites radiatus* (J. F. Gmel.) Toman, **2n=60. Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Кисуньи, 17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью. 26 VI 1986, № At 36, Лавренко, Улле.

Saussurea parviflora (Poir.) DC., **2n=26**. Троицко-Печорский р-н, 17 км к востоку от впадения р. Кисуньи в р. Унью, правый берег ручья Каменистого. 22 VII 1986, № At 17, Лавренко, Улле.

Scorzonera ruprechtiana Lipsch. et Krasch. ex Lipsch., **2n=14**. Троицко-Печорский р-н, 24 км к юго-восток-востоку от впадения р. Кисуньи в р. Унью. юго-западный предел хр. Яныёмки (792 м над ур. м.), 14 VII 1986, № At 29. Лавренко, Улле.

Senecio integrifolius (L.) Clairv., **2n=96**. Троицко-Печорский р-н, 23 км к юго-восток-востоку от впадения р. Кисуньи в р. Унью, западный макросклон хр. Яныёмки, 14 VII 1986, № At 34, Лавренко, Улле.

S. nemorensis L., **2n=40**. Троицко-Печорский р-н, остров на р. Кисунье. 17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью, 23 VII 1986, № At 23, Лавренко, Улле.

Tanacetum bipinnatum (L.) Sch. Bip., **2n=54—56**. Троицко-Печорский р-н, 28 км к востоку от впадения р. Кисуньи в р. Унью, хр. Яныёмки, истоки р. Хулахъёльньи, 15 VII 1986, № At 33, Лавренко, Улле.

Taraxacum officinale Wigg. **2n=32**. Троицко-Печорский р-н, остров на р. Кисунье, 17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью. № At 35, Лавренко, Улле.

Ranunculaceae

Aconitum septentrionale Koelle, **2n=16**. Троицко-Печорский р-н, остров на р. Кисунье, 17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью. 20 VII 1986, № Rn 248, Лавренко, Улле.

Actaea erythrocarpa Fisch., **2n=16**. Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Кисуньи, 17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью. 23 VI 1986, № Rn 246, Лавренко, Улле.

Atragene sibirica L., **2n=16**. Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Кисуньи, 17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью. 6 VII 1986. № Rn 249, Лавренко, Улле.

Batrachium trichophyllum (Chaix) Bosch., **2n=32**. Троицко-Печорский р-н, 17 км к востоку от впадения р. Кисуньи в р. Унью, ручей Каменистый. 27 VI 1986, № Rn 243, Лавренко, Улле.

Ranunculus borealis Trautv., **2n=14**. Троицко-Печорский р-н, остров на р. Кисунье, 17 км от ее впадения в р. Унью. 26 VI 1986, № Rn 242, Лавренко, Улле.

R. lapponicus L., **2n=16**. Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Кисуньи, 12 км к юго-востоку от ее впадения в р. Унью, 10 VII 1986, № Rn 245, Лавренко, Улле.

R. monophyllus Ovcz., **2n=32**. Троицко-Печорский р-н, остров на р. Кисунье, 17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью, 23 VI 1986, № Rn 241, Лавренко, Улле.

R. repens L., **2n=32**. Троицко-Печорский р-н, левый берег р. Кисуньи, 17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью, 9 VII 1986, № Rn 244, Лавренко, Улле.

Trollius europaeus L., **2n=16**. Троицко-Печорский р-н, остров на р. Кисунье, 17 км к юго-восток-востоку от ее впадения в р. Унью, 26 VI 1986, № Rn 247, Лавренко, Улле.

Институт биологии Коми филиала АН СССР, Сыктывкар.

Получено 9 III 1987.

УДК 576.316.7 : 582.998 Бот. журн., т. 73, № 4

С. В. Пулькина

ЧИСЛА ХРОМОСОМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *ASTERACEAE*

S. V. PULKINA. CHROMOSOME NUMBERS IN SOME SPECIES OF THE *ASTERACEAE*

Проведено исследование хромосомных чисел у 11 видов семейства сложноцветных из Сибири и других районов СССР.

Centaurea phrygia L., **2n=22**. Ленинградская обл., Тихвинский р-н., окр. д. Пялья, 1986 г., Пулькина.

Centaurea scabiosa L., **2n=20**. Калужская обл., Боровской р-н, окр. с. Сатина, 1982 г., Пулькина, Дуброва; Свердловская обл., г. Нижний Тагил, 1983 г., Цитленок, Дуброва. **2n=20+1—2B**. Ленинградская обл., окр. г. Волхова, 1983 г., Пулькина; Белорусская ССР, Витебская обл., Лепельский р-н, Березинский биосферный заповедник, окр. д. Кветча, 1986 г., Дмитриева. **2n=20+1—3B**. Томская обл., окр. г. Томска, 1979 г., Пулькина; там же, с. Заварзино, 1978—1979 гг., Пулькина; там же, с. Копылово, 1979—1980 гг., Пулькина; Асиновский р-н, окр. г. Асино, 1983 г., Пулькина; Кемеровская обл., окр. г. Прокопьевска, 1980 г., Пулькина; Свердловская обл., окр. г. Арамиль, 1983 г., Пулькина; **2n=20+1—4B**. Томская обл., окр. с. Аникино, 1979 г., 1980 г., 1983 г., Пулькина; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, окр. д. Калачово, 1980 г., Пулькина. **2n=20+1—6B**. Кемеровская обл., окр. г. Новокузнецка, 1985 г., Пулькина; Ленинградская обл., окр. г. Тихвина, 1978 г., Пулькина.

Centaurea sibirica L., **2n=30**. Горно-Алтайская АО, Семинский хр., гора Сарлык, 1986 г., Ревушкин; там же, окр. пос. Белый Бом, 1986 г., Пулькина, Ревушкин; Восточно-Казахстанская обл., Зыряновский р-н, хр. Холзун, верховье р. Хамир, 1985 г., Ревушкин.

Crepis bungei Ledeb., **2n=8**. Горно-Алтайская АО, Южно-Чуйский хр., устье р. Мохро-Оюк, 1986 г., Пулькина, Ревушкин.

C. chrysantha (Ledeb.) Turcz., **2n=8**. Горно-Алтайская АО, Семинский хр., гора Сарлык, 1986 г., Пулькина, Ревушкин; Тува, отроги Хемчикского хр., 1985 г., Пулькина; Красноярский край, Саяно-Шушенский заповедник, Хемчикский хр., верховье р. Алды-Узун; там же, верховье р. Хем-Терек, 1985 г., Пулькина; Восточно-Казахстанская обл., Лениногорский р-н, Ивановский хр., гора Проездной белок, 1985 г., Пулькина, Ревушкин. ***2n=8+1В**. Красноярский край, Саяно-Шушенский заповедник, Хемчикский хр., водораздел рек Санзу и Хем-Терек; там же, водораздел рек Хем-Терек и Алды-Узун, 1985 г., Пулькина.[1]

C. crocea (Lam.) Babc., **2n=16**. Горно-Алтайская АО, Кош-Агачский р-н, долина р. Юстыд, окр. с. Ташанта, 1986 г., Пулькина, Ревушкин.

C. lyrata (L.) Froel., **2n=12**. Томская обл., с. Аникино; там же, с. Заварзино, 1985 г., Пулькина; Горно-Алтайская АО, Семинский хр., гора Сарлык, 1986 г., Пулькина, Ревушкин; Восточно-Казахстанская обл., Лениногорский р-н, Ивановский хр., гора Проездной белок, 1985 г., Пулькина, Ревушкин.

C. multicaulis Ledeb., **2n=10**. Горно-Алтайская АО, Южно-Чуйский хр., долина р. Толдуры, 1986 г., Пулькина, Ревушкин.

C. sibirica L., **2n=10**. Томская обл., с. Межениновка, 1985 г., Пулькина; Горно-Алтайская АО, Семинский хр., гора Сарлык, 1986 г., Пулькина, Ревушкин; Восточно-Казахстанская обл., Лениногорский р-н, Ивановский хр., гора Проездной белок; Зыряновский р-н, хр. Холзун, верховье р. Хамир, 1985 г., Пулькина, Ревушкин; Челябинская обл., Ильменский заповедник, окр. оз. Миассово, 1984 г., Пулькина; Южный Урал, хр. Аваляк, г. Шиханы; там же, г. Сукташ, 1984 г., Пулькина; Свердловская обл., окр. г. Нижний Тагил, 1984 г., Цитленок, Дуброва. ***2n=10+1—2В**. Кемеровская обл., окр. г. Тайга, 1986 г., Цитленок. ***2n=10+1—3В**. Томская обл., 41-й км; там же, окр. с. Аникино, 1985—1986 гг., Пулькина; там же, окр. с. Копылово, 1980—1981 гг., Пулькина; Кемеровская обл., Новокузнецкий р-н, окр. д. Калачова, 1980—1981 гг., Пулькина.

Senecio nemorensis L., **2n=40**. Восточно-Казахстанская обл., Лениногорский р-н, Ивановский хр., гора Проездной белок, 1986 г., Пулькина, Ревушкин.

Serratula coronata L., **2n=22**. Томская обл., окр. г. Томска, 1985 г., Пулькина.

Гербарные образцы исследованных растений хранятся на кафедре цитологии и генетики Томского государственного университета, кроме образцов *Centaurea scabiosa* L., собранных С. А. Дмитриевой, 1986 г., которые хранятся в Институте экспериментальной ботаники им. В. Ф. Купревича АН БССР.

Видовую принадлежность исследованных растений проверили А. В. Положий и А. С. Ревушкин.

Томский государственный университет.

Получено 28 V 1987.

---

[1] Звездочкой отмечены таксоны, у которых впервые обнаружены В-хромосомы.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) : 581.9 Бот. журн., т. 73, № 4

ЕВГЕНИЙ МИХАЙЛОВИЧ ЛАВРЕНКО (1900—1987)

R. V. KAMELIN, Z. V. KARAMYSHEVA.
EVGENY MIKHAYLOVICH LAVRENKO (1900—1987)



Скончался академик Евгений Михайлович Лавренко — выдающийся советский ботаник, геоботаник и ботаникогеограф, почетный президент Всесоюзного ботанического общества.

В течение полувека с именем Евгения Михайловича неразрывно связаны крупнейшие достижения советской школы геоботаники (и особенно картографии растительного покрова), по заслугам высоко оцененные и за рубежом.

Замечательный исследователь, один из лучших знатоков растительности аридных стран (и, бесспорно, лучший знаток степей), Е. М. всегда сочетал интенсивную научную деятельность с подвижническим трудом организатора науки и общественника. Он стоял во главе таких крупных, жизненно важных для народного хозяйства СССР и братской Монгольской Народной Республики научных предприятий, как экспедиция по полезащитному лесоразведению АН СССР (1949—1952), монгольская сельскохозяйственная экспедиция АН СССР и Комитета науки МНР (1950—1952), особая комплексная экспедиция по землям нового сельскохозяйственного освоения СОПС АН СССР (1954—1955), биокомплексная экспедиция БИН АН СССР и ЗИН АН СССР в Центральном Казахстане (1957—1962), совместная советско-монгольская комплексная биологическая экспедиция АН СССР и АН МНР (1969—1984). С 1963 по 1973 гг. он был президентом, а с 1973 г. почетным президентом Всесоюзного ботанического общества. В течение 14 лет (1966—1979) Е. М. являлся главным редактором основного печатного органа ботаников СССР — «Ботанического журнала».

Е. М. — автор глубоких теоретических и программно-методических исследований в области геоботаники, биогеоценологии, истории растительного мира. Среди них такие фундаментальные труды, как «Степи СССР», «История флоры и растительности СССР», «Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки», коллективная монография «Геоботаническое районирование СССР», серии коллективных монографий по результатам биокомплексных исследований в Казахстане и МНР. Вместе с А. А. Корчагиным он руково-

дил работой авторского коллектива уникального в мировой литературе многотомного справочно-методического пособия «Полевая геоботаника». Огромную роль в развитии геоботаники в СССР (и в мире) сыграли созданные при непосредственном участии и под редакцией Е. М. обзорные карты растительности европейской части СССР (1939, 1949, 1975), СССР (1954), материалы которых были обобщены в крупных коллективных монографиях «Карта растительности европейской части СССР», «Растительный покров СССР» (в 2-х томах), «Растительность европейской части СССР».

Окончив Харьковский университет в 1922 г., Е. М. уже в 1931 г. — профессор кафедры ботаники Харьковского сельскохозяйственного института, а затем университета, один из виднейших представителей харьковской школы ботаников-систематиков и ботаникогеографов. В 1935 г. ему без защиты диссертации присуждена ученая степень доктора биологических наук за выдающиеся труды по истории растительности СССР и растительного покрова Украины. В 1946 г. он избирается членом-корреспондентом АН СССР, а в 1968 г. — ее действительным членом.

За заслуги в развитии биологической науки Е. М. награжден двумя орденами Ленина, орденами Октябрьской Революции, Отечественной войны II степени, Трудового Красного Знамени, многими медалями, орденом Трудового Красного Знамени МНР, медалями «Дружба» и «50-летие МНР».

Роль Е. М. в развитии ботанической науки была высоко оценена и за рубежом, он был избран иностранным членом АН МНР, почетным членом Болгарского и Чешского ботанических обществ, иностранным членом Финского зоолого-ботанического общества и Общества фитогеографов Швеции.

Неизменно доброжелательный, всегда готовый помочь людям, исключительно скромный человек, Евгений Михайлович пользовался величайшей любовью и уважением всех, кто имел радость общения с ним. Уход Е. М. Лавренко из жизни — тяжелая утрата для коллектива Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, где он работал более 40 лет, для его многочисленных учеников и последователей.

Р. В. Камелин, З. В. Карамышева.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 10 XII 1987.

УДК 92 (47+57) Бот. журн., т. 73, № 4

ИРИНА НИКОЛАЕВНА БЕЙДЕМАН (4 VI 1902—30 XII 1986)

G. I. GALAZY, T. S. GEYDEMAN, YU. I. MOLOTKOVSKY, B. N. NORIN, A. T. RAKHMANINA. IRINA NIKOLAYEVNA BEYDEMAN (4 VI 1902—30 XII 1986)

30 XII 1986 г. скончалась Ирина Николаевна Бейдеман, видный ученый геоботаник, доктор биологических наук, известный исследователь водного режима растений.

И. Н. родилась в г. Тифлисе (Тбилиси) в семье военнослужащего. В 1928 г. окончила агрономический факультет Тбилисского государственного университета, где еще студенткой начала работать под руководством прекрасного педагога, будущего академика АН СССР А. А. Гроссгейма, принимая участие в сборе материала для его фундаментального труда «Флора Кавказа». В это время отчетливо проявились незаурядные способности И. Н. как естествоиспы-

тателя. Очень рано ее увлекли проблемы геоботаники и экологии, которым она оставалась верна всю жизнь. Будучи на 4-м курсе университета, она начала обследование растительности и почв на Муганской опытной солончаковой станции, где проводились эксперименты по промывке солончаков и влиянию засоления на орошение степных районов Азербайджана. По окончании университета И. Н. продолжала работу на Муганской станции, постепенно расширяя круг исследований, куда вошли, помимо Муганской, Сальянская, Мильская и Ширванская степи Кура-Араксинской низменности. В 1932 г. И. Н. переехала в г. Баку, продолжая работать под руководством Гроссгейма. Итогом явилось ее участие в серии работ по зимним и летним пастбищам Азербайджана. Результаты геоботанических исследований в Кура-Араксинской низменности и изучение корневых систем растений во взаимосвязи с почвой составили кандидатскую диссертацию И. Н., успешно защищенную ею в 1937 г.

В годы войны И. Н. по мере сил помогала фронту. Она заведовала пригородным хозяйством военного завода в г. Баку, затем — сортоучастком Наркомзема Азербайджана в небольшом городке Кусары.

Практические потребности производственных организаций, где И. Н. работала в первые послевоенные годы, сформировали ее интерес к вопросам взаимоотношения растений со средой их обитания. Перейдя в систему Академии наук, она не порывала связей с производством, возглавив геоботанические исследования в Комплексной экспедиции Академии наук СССР, занимавшейся изучением почв и растительности пустынь и степей Азербайджана, созданной с целью оказать помощь сельскому хозяйству в эти трудные годы. Здесь И. Н. собрала столь большой геоботанический и экологический материал, особая ценность которого была в его комплексности, так как он сопровождался сбором почвенных данных. Разработанная ею в те же годы оригинальная методика по изучению и систематизации материалов по водному режиму растений стимулировала развитие исследований в этом направлении, что имело важное народнохозяйственное значение.

Переезд в 1948 г. в г. Ленинград позволил И. Н. значительно расширить географический диапазон своих исследований, сосредоточив их в то же время на проблеме водного режима. Как сотрудник Ботанического института Академии наук СССР она занялась обследованием растительности Северного Кавказа, Казахстана и Узбекистана. Помимо работ по экологии и геоботанике, которые продолжались в тесном сотрудничестве с производственными организациями, и в первую очередь с Всесоюзным НИИ водных проблем, в круг научных интересов И. Н. включаются и проблемы фенологии. В начале 50-х годов она написала «Методические указания по проведению фенологических наблюдений», выдержавшие 2 издания и вскоре переведенные на китайский язык.

Обобщением многолетних исследований по водному режиму, преимущественно по Кура-Араксинской низменности Азербайджана, стала докторская диссертация И. Н., в которой на основе большого фактического материала она впервые подошла к выявлению зависимости между растениями и средой их обитания, показав взаимосвязь между растительными сообществами, почвами, материнскими породами, круговоротом воды в природе и климатом, тем самым развивая идеи В. И. Вернадского о связи между живой и косной природой.

В 1965 г. начинается новый этап в жизни И. Н. Она была приглашена на работу в Лимнологический институт СО АН СССР, где наряду с подготовкой молодых научных кадров Сибири возглавила работу по изучению экологии водного режима растений берегов оз. Байкал. И. Н. проработала в Сибири 18 лет, горячо полюбив этот богатый и своеобразный край. Тот период был очень продуктивным в научном отношении. Здесь наряду с притоком нового фактического материала, связанного с иными биогеоценозами и иными климатическими условиями, окончательно сформировались ее взгляды о взаимосвязи растительности и окружающей среды, в основе которых лежат представления об обмене вещест-

вом и энергией биогеоценозов на Земле. Было показано, что изучение современных связей между растительностью и средой ее обитания дает возможность на основе принципа актуализма расшифровать их прошлые планетарные соотношения, выявить геологическую, преобразующую роль живой (растительной) материи. Результаты проведенных исследований отражены в ряде монографий, изданных И. Н. и ее учениками, посвященных экологии лесных и степных сообществ островов и побережий Байкала, — с акцентом на вопросы транспирации и связи растений с грунтовыми водами. Ею совместно с чл.-кор. АН СССР Г. И. Галазием была произведена гидрологическая оценка расхода воды растительностью в дельте р. Селенги, показавшая важную роль растений в водном балансе поверхности Земли и те последствия, к которым может привести недоучет этого фактора.

В годы работы И. Н. в Сибири Лимнологический институт становится центром исследований по водному режиму растений, известным как в пределах Советского Союза, так и за рубежом. Об этом свидетельствуют создание в институте методических разработок основных направлений изучения водного обмена растений, проведение Всесоюзного совещания с координацией исследований по этому разделу экологии, а также участие И. Н. Бейдеман в международном обобщающем труде «Растение и среда», предпринятом по заказу ЮНЕСКО.

Работая в Лимнологическом институте, И. Н. также завершила свой большой труд по водному режиму растений СССР, систематизировав весь собранный ею и ее учениками и накопленный другими исследователями материал. Изданный ею в 1984 г. «Справочник по расходу воды растениями в природных зонах СССР» является первым трудом подобного типа в мировой литературе. В нем впервые сведены геоботанические, гидрологические, климатологические, флористические и физиологические данные для тундр, хвойных и лиственных лесов, степей и полупустынь, обработанные по единой оригинальной методике, что позволяет рассчитать расход воды на транспирацию для отдельных видов растений и растительных сообществ и выявить закономерности географического изменения данного фактора. Эта работа находит широкое применение как у геоботаников, так и у гидрологов, гидрогеологов и имеет большое значение для сельскохозяйственной науки и охраны окружающей среды, показывая влияние испарения воды растениями на водный баланс суши при орошении, уничтожении растительного покрова и т. д.

В последние годы жизни, уже в Ленинграде, И. Н., тяжело больная, с удивительной силой воли работала над новой книгой об экологических основах взаимовлияния растений в экосистемах основных типов растительности, с выделением в них ценозообразующих (эдификаторов), которую ей не суждено было закончить.

Вся научная деятельность И. Н. тесно связана с практическими потребностями народного хозяйства. Помимо важнейшей проблемы засоления и связи с ним транспирации, она изучала вопросы экологии чая, хлопчатника и других культурных растений, и результаты этих исследований использовались в сельском хозяйстве. Всего ею написано более 100 научных работ, в том числе 10 крупных монографий.

Обзор деятельности И. Н. был бы неполным без упоминания о ее педагогической деятельности, которая началась еще в молодые годы в Азербайджанском государственном университете. Но ее талант педагога в полной мере проявился при подготовке аспирантов. Личное обаяние И. Н., эрудиция, широкий диапазон идей, оригинальные воззрения по самым разным вопросам биологии, научная целеустремленность привлекали к ней учеников. Она активно помогала молодежи, не стесняла своих учеников рамками собственных интересов и всячески способствовала проявлению их научных склонностей. Всего ею подготовлено 18 кандидатов наук, некоторые из них уже защитили докторские диссертации и успешно трудятся в разных концах Советского Союза и за рубежом. Ее уче-

ники составляют основной костяк коллектива ботанического отдела Лимнологического института на Байкале. Она воспитала целое поколение специалистов, успешно работающих в области геоботаники и экологии растений и водного режима.

И. Н. была скромным, душевным, чрезвычайно отзывчивым человеком, всегда готовым оказать помощь тем, кто в ней нуждался, жившим до последних своих дней интересами своей Родины. Светлая память об Ирине Николаевне Бейдеман — крупном ученом и прекрасном человеке — навсегда сохранится в наших сердцах.

Г. И. Галазий, Т. С. Гейдеман, Ю. И. Молотковский, Б. П. Норин, А. Т. Рахманина.

Лимнологический институт СО АН СССР,
пос. Листвянка Иркутской обл.,
Ботанический сад АН МССР,
Кишинев,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 5 VI 1987.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 0.19.941:002.01:581.9

Владимир Николаевич Сукачев: очерки, воспоминания современников. — Л.: Наука, 1986. 208 с. Т. 2800 экз. Ц. 2 р.

S. A. DYRENKOV. (*A REVIEW*). VLADIMIR NIKOLAYEVICH SUKACHEV: ESSAYS, REMINISCENCES OF CONTEMPORARIES. 1986

В серии «Ученые СССР. Очерки, воспоминания, материалы» вышел сборник (ответственный редактор акад. А. Л. Яншин), посвященный академику Владимиру Николаевичу Сукачеву. В книге 27 статей, послесловие ответственного редактора, краткие сведения об авторах и именной указатель. Она прекрасно оформлена, содержит многочисленные фотографии В. Н. в разные периоды его жизни начиная с 1910 г.

Состав авторов и содержание статей таковы, что создан всесторонний образ ученого, который внес огромный вклад в исследование структуры и динамики популяций, фитоценозов и биогеоценозов со всеми гаммами внутри- и межвидовых взаимоотношений и отношений к внешней среде, в изучение истории растительного и биогеоценотического покрова в плейстоцене, в лесную типологию и общую биогеоценологию.

Сукачев — основатель новых научных направлений и кафедр в университетах и лесных вузах, Института леса АН СССР и Лабораторий лесоведения и биогеоценологии, журнала «Лесоведение», руководитель научных советов АН СССР, научных журналов и серий научных изданий, организатор экспедиций, ведущий профессор Лесотехнической академии, Ленинградского и Московского университетов, Московского и Уральского лесотехнических институтов, международный деятель науки, воспитатель огромного числа учеников собственной научной школы и прилежный внимательный наставник всей талантливой научной молодежи. И наконец, он — совесть биологической науки, в тяжелое для нее время был непримиримым борцом за научную истину.

Несомненно, прав Д. В. Лебедев, который в предисловии к книге говорит, что воспоминания соратников и учеников заполняют «многие пока еще чистые листы биографии Владимира Николаевича» (с. 10).

Е. В. Сукачева и Т. В. Сукачева (очерк «Наш отец») пишут: «Он любил нас всех, своих близких, всегда был нежен, ласков и предупредителен. Но будучи всецело поглощен интересами науки, педагогической и иной деятельностью, не имел уже времени на другие разговоры». Скромный и великий подвижник, полностью принадлежащий своему призванию и как будто предвидящий и осознающий свою миссию в русской науке, — таким предстает Сукачев в глазах современников. Каждый из авторов книги, естественно, выделяет некоторую область деятельности В. Н. и определенный период.

И. Х. Блюменталь, А. Г. Воронов, В. В. Петров рассказывают о работе В. Н. на факультетах Ленинградского и Московского университетов, Н. А. Коновалов, О. В. Саркисова-Федорова, Л. Ф. Правдин — в Лесотехнической академии. Ученики, бывшие студенты В. Н., раскрывают особенности его педагогического таланта, умение зажечь интересом к вопросам геоботаники, палинологии, биогеоценологии (Е. Н. Анапова, А. Т. Артюшенко, И. А. Грудзинская, В. Г. Карпов, Л. А. Куприянова, Е. П. Матвеева, А. М. Семенова-Тян-Шан-

ская, В. Н. Смагин, А. А. Часовенная). Специалисты разных биологических и географических профилей, ставшие по мировоззрению биогеоценологами под влиянием идей Сукачева, яркими примерами показывают закономерность возникновения у В. Н. концепции биогеоценоза и ее всепроникающий характер. Воронов («В. Н. Сукачев и Московский университет») свидетельствует о том, насколько легко и органично вошла в жизнь эта концепция. «Впервые я увидел В. Н. вскоре после окончания войны на заседании Московского отделения Ботанического общества в Большой ботанической аудитории университета на ул. Герцена, когда он выступал с одним из первых вариантов своих представлений о биогеоценозе. Говорил он горячо и очень ярко, излагал свои идеи в доступной форме. Может быть, эта доступность изложения, может быть, неподготовленность многих слушателей и меня в том числе имела своим следствием высказывавшиеся в кулуарах суждения о том, что, дескать, ничего принципиально нового эти представления не содержат. Взято просто понятие биоценоз, добавлена частица «гео» — и все. Однако прошло не более пяти лет, как возникла новая наука — биогеоценология, и уже мало кто сомневался в новаторском характере идей, впервые высказанных Владимиром Николаевичем» (с. 25).

Почти все статьи — это, по выражению С. В. Зонна, «фрагменты воспоминаний о творчестве, жизни и человеколюбии» В. Н. Для одних — эпизодические встречи, для других — тесное долголетнее сотрудничество (Е. М. Лавренко, С. В. Зонн, Т. А. Работнов, Н. И. Пьявченко), для большинства — отношения учителя и ученика (Л. Ф. Правдин, О. В. Саркисова-Федорова, В. Н. Смагин, В. Г. Карпов, А. И. Уткин, Е. П. Матвеева и другие). Общее резюме дает послесловие А. Л. Яншина, в котором подчеркивается вклад В. Н. Сукачева в разработку глобальных экологических проблем, его роль как крупнейшего деятеля Академии наук СССР.

Книга дает еще раз (вспомним статью Е. М. Лавренко и В. Д. Александровой в 3-м томе «Избранных трудов» В. Н. Сукачева, 1975, с. 480—484, а всего, по подсчетам Лебедева, имеется уже 136 работ о В. Н.!) полное представление о его титаническом труде. Прекрасно пишет Карпов (с. 82): «Самое замечательное свойство Владимира Николаевича как ученого было то, что он совмещал в себе черты крупного теоретика, конкретного исследователя и хорошего организатора крупных коллективов. . . В. Н. был глубоко убежден, что любая теория или научная проблема так и останется только красивыми словами на бумаге, если не будет подкреплена практическими руководствами к действию и не доведено до сознания многих исследователей» (с. 83—84). Что же касается личных отношений, то выразительные слова найдены Уткиным: «Деятельность Сукачева ассоциируется у меня сейчас с огромным силовым полем. В центре такого поля находился сам Владимир Николаевич, фокусируя множество векторов, самых разных по напряженности. . .» (с. 190).

Изданная книга прекрасна. И если в ней чего-то недостает, так это свидетельств еще тех очень близких к В. Н. людей, которых тоже, увы, нет, но которые сумели устно многое о нем передать нам, видевшим и слышавшим его два-три раза (П. Л. Богданов, А. А. Корчагин, А. А. Молчанов, Д. Я. Гиргидов и другие).

Как лесотипологу мне немного досадно, что никто не уделил достаточного внимания этому обширному полю деятельности В. Н. Ведь в области лесной типологии, одним из создателей которой наряду с Г. Ф. Морозовым (отмечено еще И. П. Бородиным) был В. Н., более всего проявились его научный талант, качества борца за чистоту науки, патриота: «Ленинградская школа [1] (к которой я имею честь принадлежать) ведет свое начало от Докучаева, Танфильева, Коржинского, Морозова, Высоцкого. Именно эта школа сосредоточила большое

[1] Сейчас, правда, появился, мне кажется по недоразумению, термин «московско-ленинградское направление» в лесной типологии (Л. П. Рысин, 1982).

внимание на изучении взаимоотношений растительности и среды. . . Что такое биогеоценоз? Он представляет реальное выражение единства растительности и среды» (из «Заключительного слова» В. Н. Сукачева на Всесоюзном совещании по лесной типологии 5.02.1950 г.).

Прочитав повесть Д. Гранина «Зубр», давайте надеяться, что и для В. Н. Сукачева также найдется вскоре достойный биограф. А уже сегодня можно порадоваться выходу обсуждаемой книги-предшественницы, замечательной самой по себе.

С. А. Дыренков.

Ленинградский
педагогический институт.

Получено 13 IV 1987.

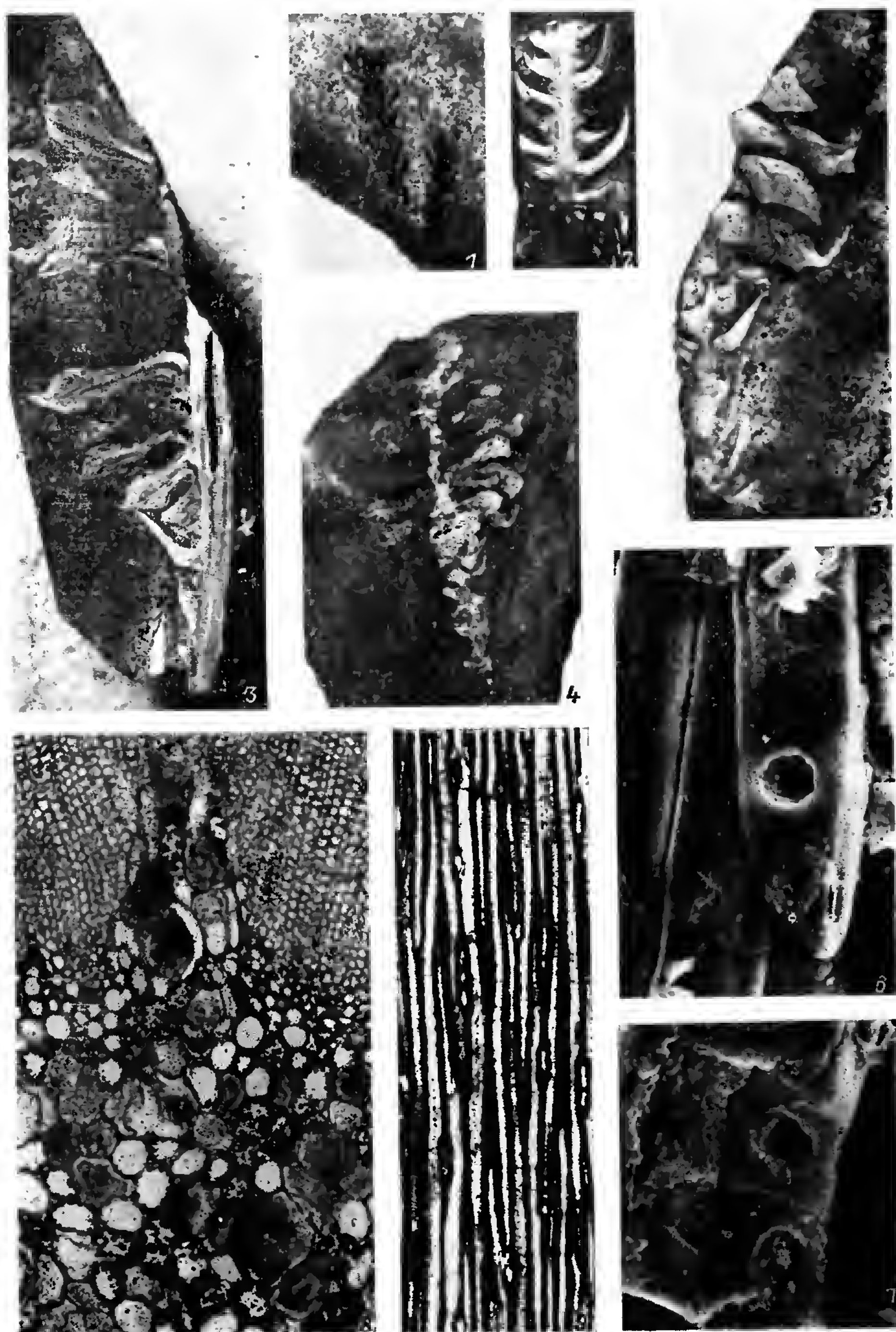
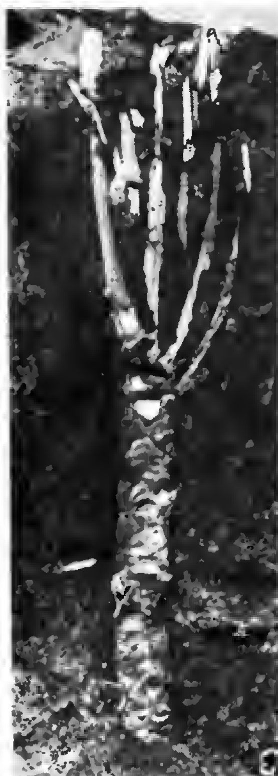
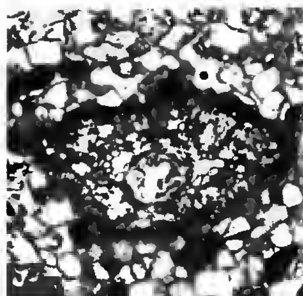


Таблица I.

Kanevia pimenoviae. *1*, *2* — облиственные побеги, экз. 4729/348, 4729/393, нат. вел.; *3—5* — шишка на облиственном побеге, экз. 4729/250; *3* — продольный срез, ×2; *4* — общий вид, нат. вел.; *5* — вид сбоку, сверху толстые чешуи с заостренными верхушками, ×2; *6*, *7* — проводящая система шишки, СЭМ, обр. 4729/250; *6* — окончание трахеиды с окаймленными порами, ×800; *7* — поры на полях перекреста, ×1000. *K. teslenkoi*, обр. 4729/400. *8* — поперечный срез: участок сердцевины, первичная и вторичная ксилема, ×100; *9* — тангентальный срез, ×200. Украинская ССР. окр. г. Канева, поздний альб.







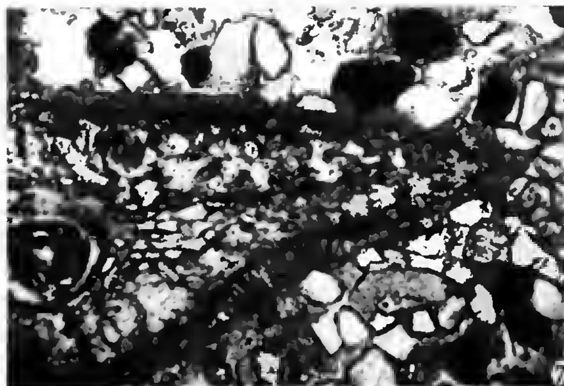


Таблица II.

Kanevia teslenkoi.

1 — голотип, экз. 4729/400, нат. вел.; *2* — то же, фрагмент листа с двумя устьичными полосами на абаксиальной стороне, ×4; *3* — то же, часть побега с основаниями листьев, ×4; *4* — побег из коллекции Н. В. Пименовой, экз. 1090/4, нат. вел.; *5* — облиственный побег, экз. 4729/340, нат. вел; *6* — поперечный срез верхней части листа, экз. 4729/340, ×30; *7* — то же нижней части листа, ×50. Украинская ССР, окр. г. Канева, поздний альб.

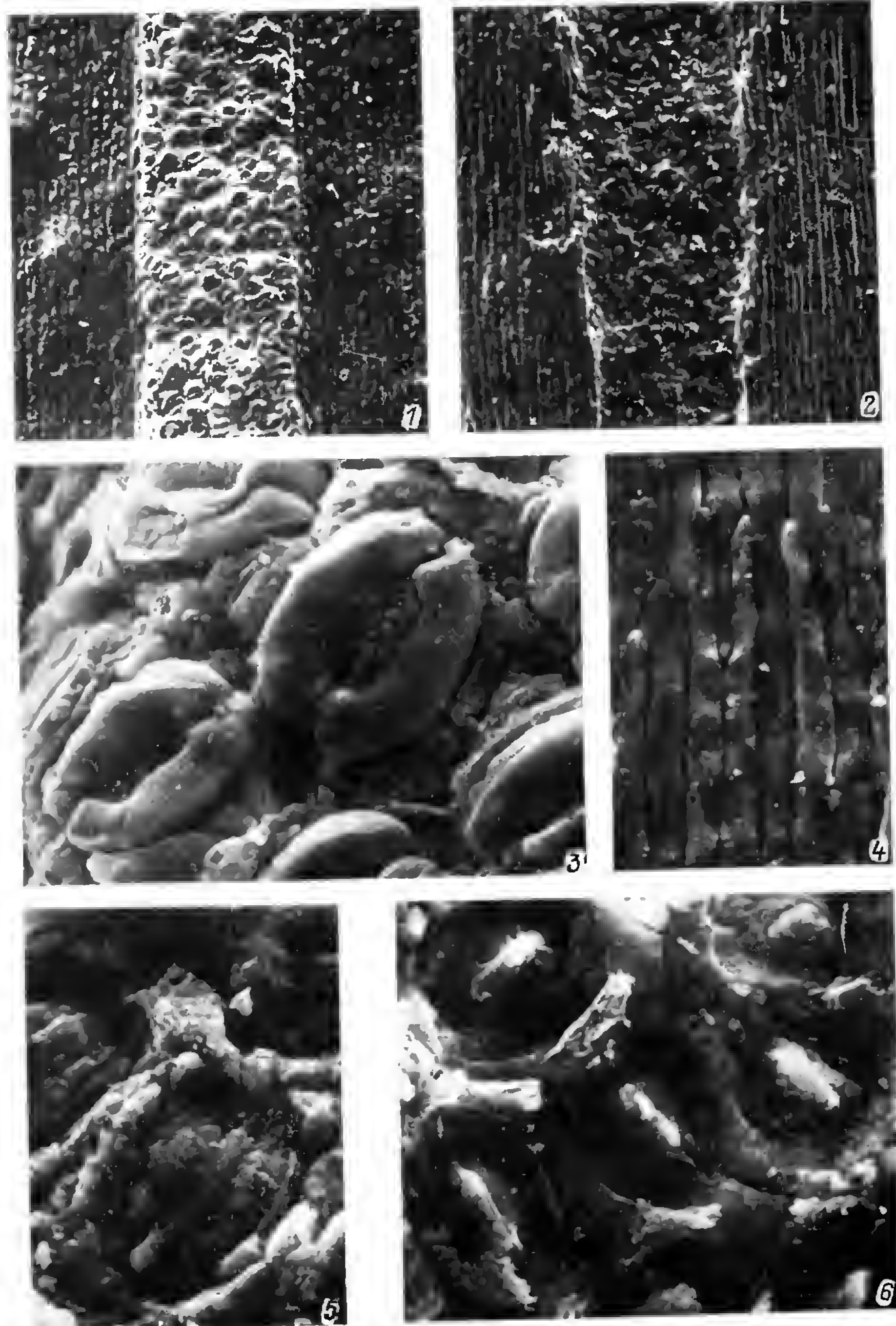


Таблица III.

Kanevia teslenkoi, обр. 4729/400, СЭМ.

1 — нижняя эпидерма, внутренняя поверхность с устьичной полосой, ×70; *2* — то же, противоотпечаток, ×70; *3* — устьица, детали фиг. *1*, ×700; *4* — гиподермальные волокна, ×350; *5*, *6* — разные стадии разрушения внутренних стенок замыкающих клеток устьиц, детали фиг. 2, ×700. Украинская ССР, окр. г. Канева, поздний альб.

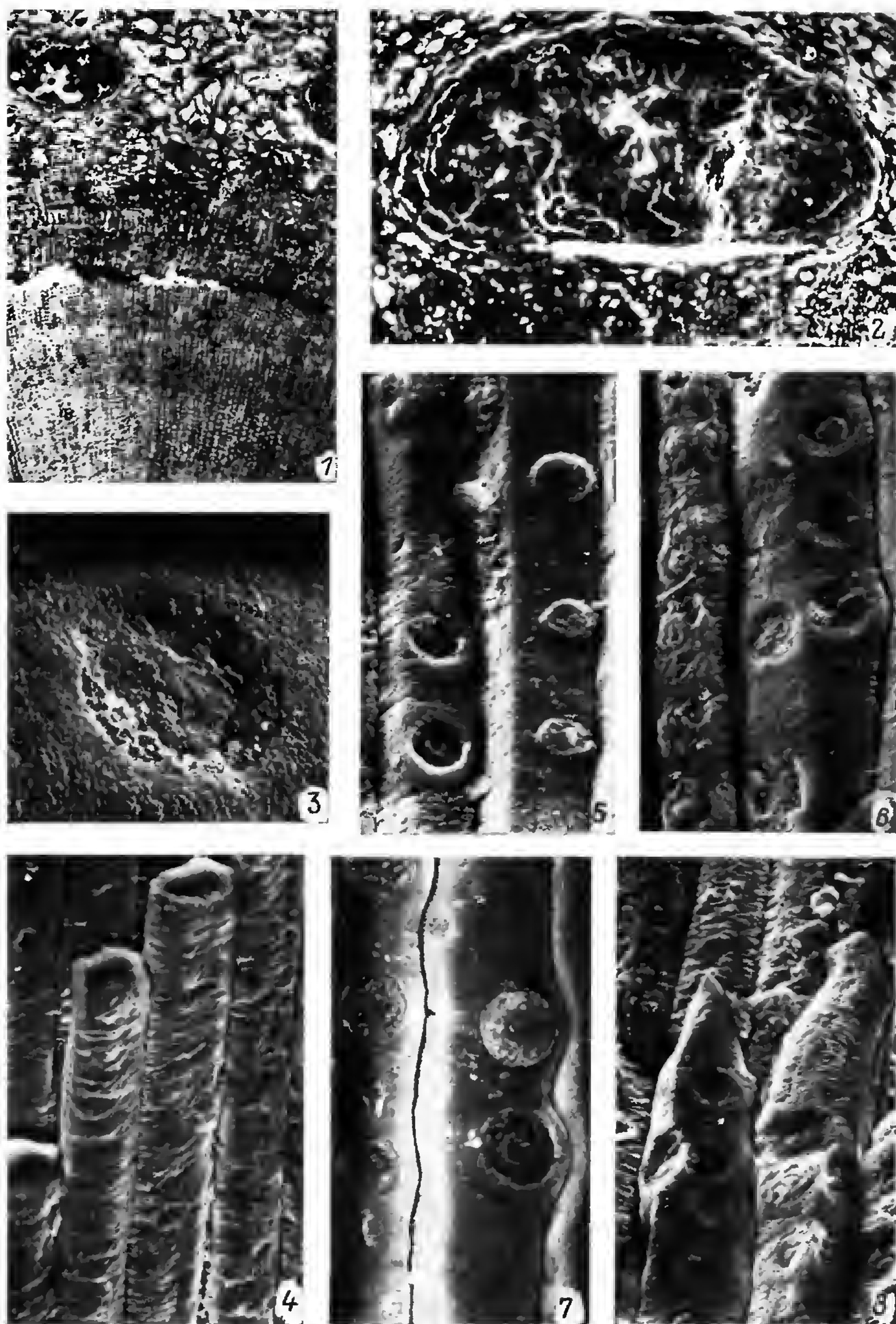


Таблица IV.

Kanevia teslenkoi, обр. 4729/400. *1* — поперечный срез: кора, флоэма и вторичная древесина, ×100; *2* — то же, смоляной ход (слизевой канал?) в коре при большом увеличении, ×200; *3* — окаймленная пора на стенке трахеиды при большом увеличении. СЭМ, ×4400; *4* — протоксилема: кольчатые и спиральные трахеиды. СЭМ, угол 40°, ×120; *5—8* — типы пор на радиальных и тангентальной (*6*) стенках трахеид: *5*, *6*, *8* — СЭМ, угол 40°, ×120; *7* — ×120. Украинская ССР, окр. г. Канева, поздний альб.

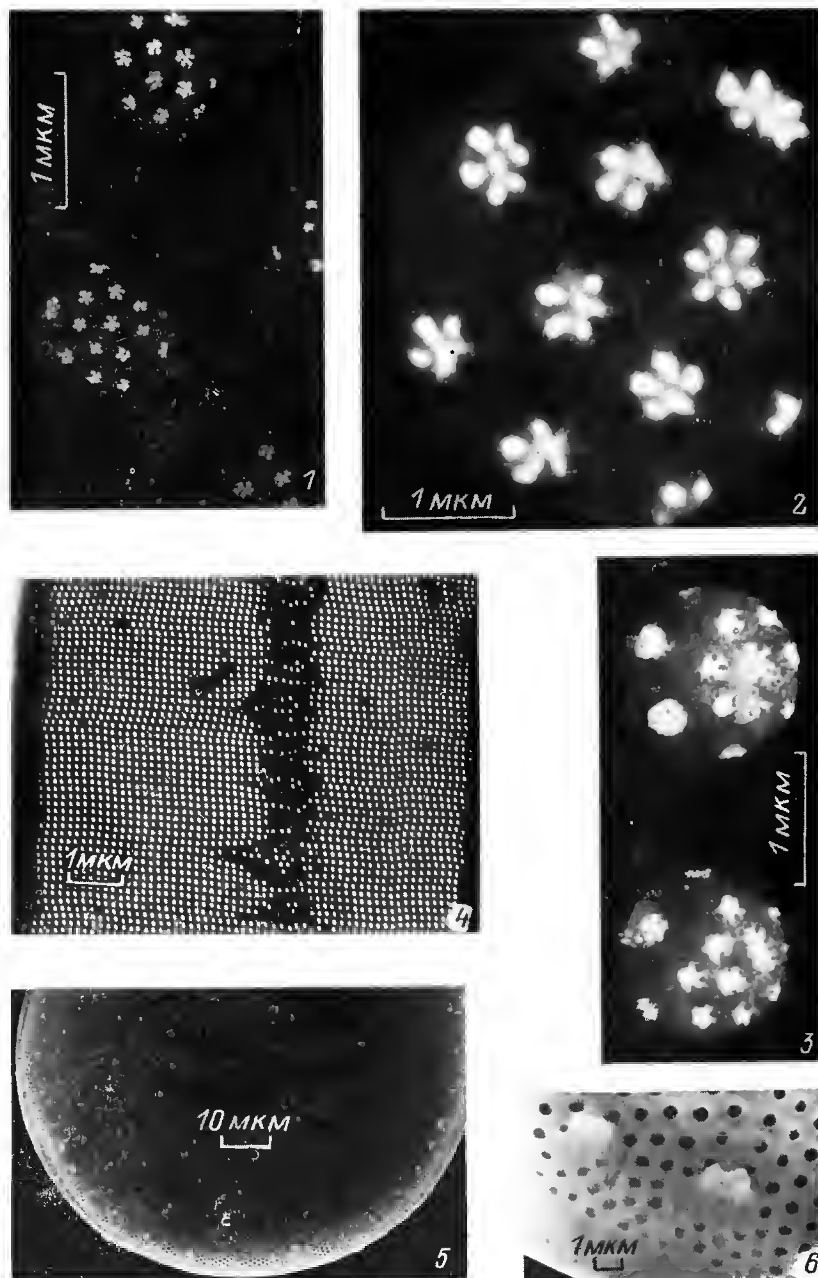


Таблица I. *Coscinodiscus granii* (каспийский клон).

1—3 — участки стенок сильноокремнелых панцирей: *1* — створка, *2* — то же, фрагмент, $S=32$ ‰, срок культивирования (с. к.) — 45 сут; *3* — створка (слева видна часть дополнительной группы крибральных пор). $S=40$ ‰, с. к. — 45 сут. *4* — широкий поясковый ободок с неразвитыми ареолами, $S=40$ ‰, с. к. — 45 сут. *5* — часть створки с удвоенными макровыростами, $S=40$ ‰, с. к. — 45 сут. *6* — то же, фрагмент. *1—6* — культура. *1—4* — ТЭМ; *5*, *6* — СЭМ.

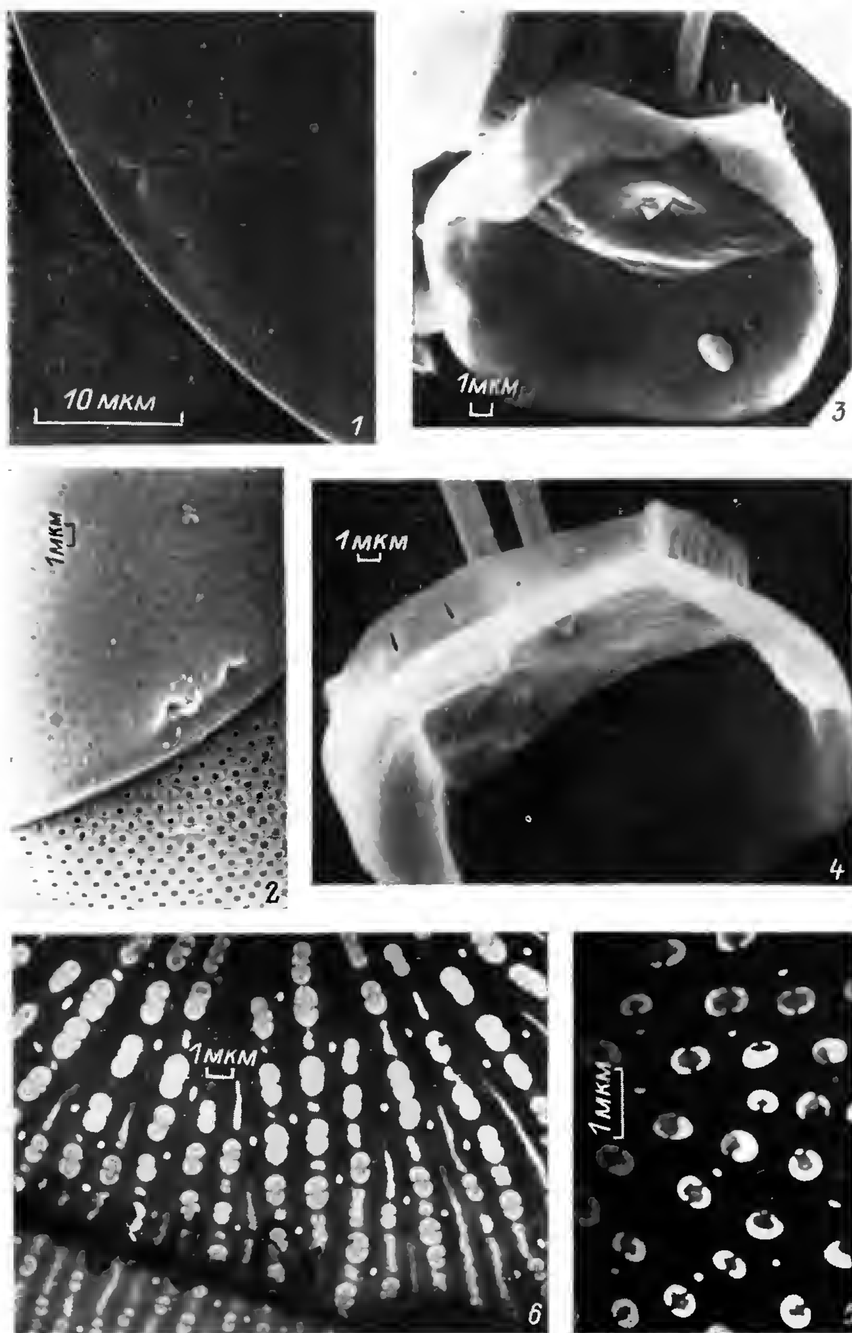


Таблица II. *Coscinodiscus granii* (*1, 2*) (каспийский клон) и *Ditylum brightwellii* (*3—6*).

1, 2 — участки наружной поверхности створки (видны отверстия удвоенных макровыростов), S=40 ‰, с. к. — 45 сут. *3, 4* — створки с удвоенными двойными двугубыми выростами, S=24 ‰, с. к. — 154 сут; *5, 6* — измененная ультраструктура стенки створки: *5* — S=36 ‰, с. к. — 14 сут, *6* — S=40 ‰, с. к. — 154 сут. *1—6* — культура. *1—4* — СЭМ; *5, 6* — ТЭМ.

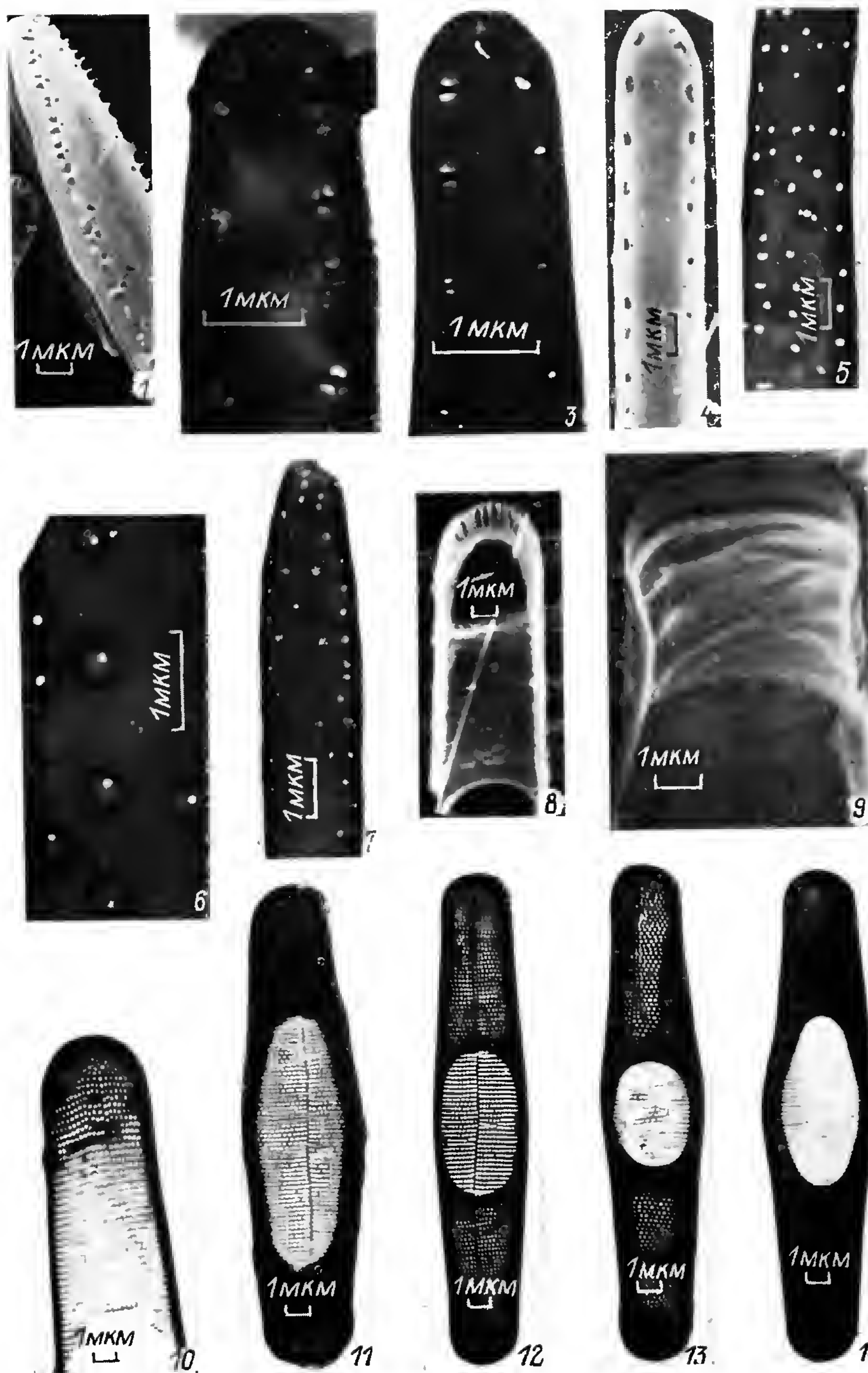


Таблица III. *Thalassionema nitzschioides* (*1—7*) и *Grammatophora marina* var. *marina* (*8—14*).

1 — наружная поверхность створки, $S=12$ ‰, контроль; *2* — фрагмент створки; *3* — конец створки с простыми ротами, $S=24$ ‰, с. к. — 37 сут; *4* — конец створки с неразвитыми шипиками и ротами, $S=24$ ‰, с. к. — 50 сут; *5* — участок створки с большим числом дополнительных перфораций, $S=40$ ‰, с. к. — 142 сут; *6* — участок створки без краевых ареол, $S=36$ ‰, с. к. — 37 сут; *7* — фрагмент уродливой створки, $S=40$ ‰, с. к. — 45 сут; *8* — фрагмент изолированной вальвокопулы с септой; *9*, *10* — деформированная септа, $S=30$ ‰, с. к. — 30 сут; *11—14* — изменение длины септы в связи с соленостью, с. к. — 30 сут. S, ‰: *11* — 16, *12* — 20, *13* — 25, *14* — 30. *1*, *3—7*, *9—14* — культура; *2* — фитопланктон, Черное море; *8* — Каспийское море. *1*, *4*, *8*, *9* — СЭМ; *2*, *3*, *5—7*, *10—14* — ТЭМ.



Таблица IV. *Grammatophora marina* var. *marina*.

1 — изолированная вальвокопула с укороченной септой, $S=16\,‰$, с. к. — 30 сут.; *2—4* — фрагменты створок с субцентральным выростом; *5* — фрагмент створки с двумя субцентральными выростами; *6* — фрагмент створки с двумя выростами (видно отсутствие выроста на полюсе); *7* — уродливая створка. *1—7* — культура. *1*, *4—6* — СЭМ; *2*, *3*, *7* — ТЭМ.

1 р. 90 к.

Индекс 70056

СОДЕРЖАНИЕ

Ботанический журнал, 1988, т. 73, 4, 465—616